Zytotaxonomische Untersuchungen an den Primeln der Sektion Auricula PAX

Inauguraldissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

an der

Hohen Naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Ludwig-Maximilians-Universität

München

vorgelegt

von

Alarich Kreß

aus

Straubing

Juni 1962

1. Berichterstatter: Prof. Dr. H. Merxmüller
2. Berichterstatter: Prof. Dr. L. Brauner

Tag der mündlichen Prüfung: 25. VII. 1962

R. UNIV. BIBLIOTHEEK LEIDEN

Überreicht vom Verfasser

Sonderabdruck aus Band 110, Heft 1, 1963, der

ÖSTERREICHISCHEN BOTANISCHEN ZEITSCHRIFT

Springer-Verlag in Wien. — Alle Rechte vorbehalten

Aus dem Institut für systematische Botanik der Universität München

Zytotaxonomische Untersuchungen an den Primeln der Sektion *Auricula* Pax*

Von

Alarich Kreß, München

Mit 7 Textabbildungen

Eingegangen am 30. August 1962

Inhaltsverzeichnis

Seite

I. Einleitung 54
II. Material und Methoden 55
III. Zur Zytologie der Sektion *Auricula* 55
A. Allgemeine Beobachtungen 55
a) Die Chromosomen 55
b) Somatische Mitosen und Mitosestörungen 56
c) Prämeiotische Teilungen und mehrkernige Pollenmutterzellen 57
d) Meiose und Meioseverhalten der obligatorischen Chromosomen 59
e) Entwicklung der Pollenkörner 61
B. Die Chromosomenzahlen der Aurikeln 62
a) Zählungen 62
Arten in alphabetischer Reihenfolge 65
Diploide Hybriden 78
Triploide Formen 79
b) Bisherige und neue Zahlen 79
c) Verteilung der Chromosomenzahlen auf die Arten und Subsektionen 80
C. Additive Chromosomen 82
a) Das Verhalten der additiven Chromosomen der Aurikeln 82
b) Die überzähligen Chromosomen anderer Gattungen 84
c) Zur Natur der additiven Chromosomen der Aurikeln 85
IV. Phylogenetische Überlegungen 88
A. Zur Herkunft der Sektion *Auricula* 88
B. Zur Entwicklung der Sektion *Auricula* 89
V. Zusammenfassung 96
Literaturverzeichnis 97

* Als Dissertation der Universität München angenommen.

I. Einleitung

Die Sektion *Auricula* umfaßt über zwanzig, ausschließlich europäische Primelarten. Ihre Vertreter gehören zu den bekanntesten und beliebtesten Alpenpflanzen; eine hybride Aurikel wird seit Jahrhunderten in zahllosen Formen als Zierpflanze kultiviert. Es nimmt so nicht wunder, daß den häufigsten Arten und Bastarden bereits mehrere zytologische Arbeiten gewidmet wurden.

Schon 1920 geriet MARCHAL an *Primula auricula*; er zählte $2n = 54$ Chromosomen. Ein Jahr später berichtete ERNST über vorläufige Ergebnisse, nach denen *P. auricula* und *P. hirsuta* $2n = 36$, die Gartenaurikel aber um $2n = 54$ Chromosomen habe (NACHTSHEIM, 1921; ERNST, 1922). Sein Schüler MOSER (ERNST und MOSER, 1925) fand jedoch bei den genannten Arten und ihrem Bastard die Chromosomenzahl $2n = 72$. Das Jahr darauf teilte VOKOLEK (1926) mit, daß die gleichen Arten sowie *P. pubescens* und die Gartenaurikel die MARCHALsche Zahl $2n = 54$ aufwiesen. Als nächster veröffentlichte BRUUN (1932) die Chromosomenzahlen von fünf Arten: Er gab für *P. auricula* und *P. glaucescens* $2n = 56$, für *P. hirsuta* und *P. minima* $2n = 64$ und für *P. marginata* $2n =$ zirka 90 an. 1940 bestätigte dann wieder STRUB die Zahl seines Vorgängers MOSER für *P. viscosa* und ihren Bastard mit *P. auricula*. Im gleichen Jahr tauchte noch eine neue Zahl auf: CHIARUGI (1940) fand bei *P. palinuri* $2n = 44$ Chromosomen. 1943 brachte schließlich WANNER Ordnung in den Zahlenwirrwarr, indem er bei *P. auricula*, *P. hirsuta*, *P. viscosa*, mehreren Bastarden und, mit geringerer Sicherheit, bei *P. integrifolia* die unerwartete Grundzahl $n = 31$ nachwies.

WANNER betrachtete die Aurikeln auf Grund seiner Zählungen als Allopolyploide, hervorgegangen aus einer Art mit der Chromosomenzahl $n = 9$ und einer zweiten mit der Grundzahl $x = 11$ $(9 + 22 = 31)$.

Die Zahl $2n = 62$ wurde später noch von SIMON (nach LÖVE und LÖVE, 1961), LARSEN (1954), CHIARUGI (1956) und SKALINSKA et al. (1959) für *P. auricula* bestätigt. MATTICK (in TISCHLER, 1950) fand bei *P. integrifolia* $2n = 58$—62, bei *P. glutinosa* allerdings $2n = 72$.

Wenn wir in München darangingen, alle Sippen der Sektion *Auricula* zusammenhängend zu untersuchen, so hofften wir, vor allem bei den seltenen reliktischen Arten Zahlen zu finden, die die Hypothese WANNERS untermauert hätten. Gleich zu Beginn der zytologischen Untersuchungen, im April 1958, zeigte sich jedoch zu unserer großen Überraschung, daß *P. palinuri* nicht $2n = 44$, wie CHIARUGI (1940) angab, sondern $2n = 66$ Chromosomen hat. CASPER fand an frisch gesammeltem Material dieser Art die gleiche Zahl (SPANOWSKY und CASPER, 1959). Es entstand damit die Frage, ob die vermeintlichen Allopolyploiden in Wirklichkeit nicht Hypohexaploide sind.

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. H. Merxmüller, bin ich für Thema, Anregungen, Arbeitsplatz und vielfältige Unterstützung zu großem Dank verpflichtet. Herrn Professor Dr. A. Barthelmess verdanke ich wichtige Hinweise auf zytologischem Gebiet.

Besonderer Dank gilt auch der Leitung des Botanischen Gartens München, die mir ihr gesamtes Aurikelmaterial zur Verfügung stellte. Der Deutsche Alpenverein ermöglichte es mir durch eine großzügige Beihilfe, von zwölf Arten Wildmaterial zu sammeln. Für weitere wertvolle Pflanzen danke ich den Herren Prof. Dr. Merxmüller, Albertshofer (München), Dr. Davis (Edinburgh), Gutermann (München), Herrle (München), Dr. Mathiaschitz (Graz), Prof. Dr. Mayer (Laibach), Dr. Podlech (München), Dr. Poelt (München), Ruffier-Lanche (Grenoble), Schacht (München), Dr. Schmidt (München), Sommer (Berchtesgaden), Dr. Wiedmann (München) und Würdig (München).

Die Deutsche Forschungsgemeinschaft ermöglichte es mir durch einjährige Unterstützung, meine Arbeit zu einem gewissen Abschluß zu bringen. Ihr und meinen Eltern, die die Hauptlast der Finanzierung trugen, gilt mein besonderer Dank.

II. Material und Methoden

Die Untersuchungen wurden nach Möglichkeit an frisch gesammeltem Wildmaterial vorgenommen; ein großer Teil der Blütenknospen konnte am natürlichen Standort fixiert werden. Nur von etwa einem Drittel der geprüften Exemplare ist die Herkunft nicht mehr oder nicht mehr sicher bekannt: es handelt sich hierbei vielfach um Wildpflanzen, die erst in den letzten Jahren an den Botanischen Garten München oder seine Zweigstelle auf dem Schachen gekommen sind.

Eine mehrstündige Vorbehandlung von Wurzelspitzen mit einer gesättigten, wäßrigen Lösung von α-mono-Brom-Naphthalin verursachte häufig neben der Verkürzung ein starkes Quellen der Chromosomen. Zur Fixierung diente zuletzt ausschließlich ein Gemisch von neun Teilen absolutem Alkohol mit einem Teil Eisessig. Zur Beobachtung wurden die Objekte (vgl. S. 62f.) in Karminessigsäure — meist durch kurzes Aufkochen — gefärbt und zum Quetschen vorbereitet. Nicht sofort verarbeitetes Material ließ sich im erneuerten Fixierungsgemisch bei — 20° C über ein Jahr aufbewahren.

Ein Zeichenapparat wurde nicht benützt, weil bei der Kleinheit der Objekte Fehler bis zu 25% der Chromosomenlänge entstanden. Zur Sicherung der Größenverhältnisse wurde nur der Durchmesser der Metaphaseplatten mit einem Meßokular bestimmt.

III. Zur Zytologie der Sektion *Auricula*

A. Allgemeine Beobachtungen

a) Die Chromosomen

Die Chromosomen der ersten Pollenkornmitosen waren in der Regel viel breiter als die somatischen und darum auch leichter als diese zu

zählen. Ihre Länge schwankte im Durchschnitt zwischen 0,6 μ und 1,5 μ (Minimum 0,25 μ, Maximum 2,5 μ). Die größten Chromosomen eines Kernes waren meist zwei- bis dreimal so lang wie die kleinsten. Wanner (1943) glaubte, entsprechend seiner Theorie bei *P. hirsuta* etwa neun große und 22 kleine Bivalente in den Meiosen der Pollenmutterzellen und bei *P. auricula* etwa neun zweischenklige von zirka 22 einschenkligen somatischen Chromosomen unterscheiden zu können. Es war mir jedoch nicht möglich, Größenklassen zu trennen. Die Zahl der Einschnürungen schwankte von Zelle zu Zelle sehr; in manchen Mitosen waren keine zu beobachten, in anderen waren fast alle oder alle Chromosomen in zwei oder auch drei, selten mehr Abschnitte unterteilt.

Das Volumen der Chromosomen einzelner Meiosen oder Pollenmitosen wich nicht selten stark vom Mittelwert der Knospe ab. Volumenverhältnisse von 1 : 4 und darüber wurden mehrfach beobachtet (vgl. Abb. 2 *d*, *e*, *h*, *i*). Auch die Durchschnittsgrößen konnten sehr unterschiedlich sein. Fogwill (1958) stellte bei *Fritillaria meleagris* stärkere Größenunterschiede zwischen den Chromosomen der Embryosackmutterzellen und der Pollenmutterzellen fest. Wie hier könnten bei den Aurikeln Ernährungsbedingungen die Chromosomengröße beeinflussen. Doch ist auch mit anderen Möglichkeiten zu rechnen (Czeika, 1960/61).

Mitosen waren manchmal, Meiosen und Pollenmitosen häufiger, wegen pyknotischer Entartung der Chromosomen nicht auszuwerten. Bei leichter Störung waren Chromosomen und Bivalente durch Chromatinfäden verbunden oder leicht verklebt (vgl. Abb. 6 *e*). Stärkere Schädigung hatte Volumenverminderung, bizarre Verformung, im Extrem Abkugeln, zunehmende Neigung zum Verklumpen und Fragmentieren der Chromosomen zur Folge. In den ersten Pollenmitosen konnte der ganze Satz von etwa 30 Chromosomen zu einem einheitlichen Körper mit glatter Oberfläche verschmelzen oder in mehr als 50 kugelige, kleine Fragmente zerplatzen. Inwieweit die Phänomene durch Fixierung und Färbung modifiziert werden, bleibt zu prüfen. Auch in nicht erwärmten Präparaten von Pollenmutterzellen wurden derartige Störungen beobachtet. Das Auftreten stark pyknotischer Anaphasen, denen nachhinkende Elemente völlig fehlten, läßt freilich vermuten, daß die Verklebungen erst während oder nach der Fixierung entstanden.

b) Somatische Mitosen und Mitosestörungen

In den Prophasen der somatischen Mitosen erschienen die Chromosomen bei den diploiden Arten unter der Oberfläche, bei der hexaploiden *P. clusiana* auch im Innenraum der Kerne.

Die enge Packung machte bei *P. clusiana* die Auswertung von Metaphasen unmöglich. Bei den übrigen Arten waren wegen der Größenunterschiede der Chromosomen Verklebungen oft nicht mit Sicherheit

zu erkennen. Die langen, häufig nicht vom umgebenden Plasma abzugrenzenden Einschnürungen ließen bei der dichten Lagerung unzusammengehörige Schenkel als zusammengehörig erscheinen. Ob Chromatinpartikel als Chromosomenschenkel oder kleine Chromosomen aufzufassen waren, konnte oft nur durch den Vergleich mehrerer guter Stadien entschieden werden. Bei den langsam wachsenden Aurikeln erforderte dies einen großen Materialaufwand.

Gelegentlich wurden bei Pflanzen der diploiden Stufe im somatischen Bereich tetraploide Mitosen beobachtet. Teilungsstadien mit wenig abweichenden Zahlen waren bei den großen Deutungsschwierigkeiten nicht mit Sicherheit nachzuweisen. Einige Ergebnisse sprechen jedoch für ihr Auftreten. Bei zwei Exemplaren der hexaploiden *P. clusiana*, einer triploiden *P. villosa* und einer normal diploiden Pflanze von *P. wulfeniana* zeigte je eine Mitose aus Blütenknospen (vgl. Abb. 7 *f*) eine etwa auf die Hälfte reduzierte Chromosomenzahl. Bei *P. wulfeniana* waren die Chromosomen in der haploiden Platte deutlich größer als in den normalen Mitosen. Nur hier konnte die Zahl exakt bestimmt werden.

Die tetraploiden Mitosen mögen die Folge von Endomitosen oder von Restitutionskernbildungen sein. Wenig abweichende Zahlen entstehen durch mangelnde oder anomale Einordnung von Chromosomen in die Spindel oder durch Sonderverhalten einzelner Chromosomen während der Anaphase (Hegwood und Hough, 1958). Zellen mit stark reduzierter Chromosomenzahl werden besonders bei Bastarden und Polyploiden beobachtet (Huskins und Chouinard, 1950; Pfitzer, 1957; Pohlendt, 1958; Sachs, 1952; Sarvella, 1958; Snoad, 1955). Auch bei den Aurikeln nimmt ihre Häufigkeit anscheinend mit dem Polyploidiegrad zu. Nach den Ergebnissen von Britton und Hull (1957), von Vaarma (1949) und von Wilson, Hawthorne und Te May Tson (1951) kann angenommen werden, daß solche Reduktionen der Chromosomenzahl durch gespaltene Spindeln verursacht werden. Wodurch aber eine bevorzugte Sonderung von Genomen erfolgen kann (Wilson und Cheng, 1949; Gläss, 1956), ist bisher unbekannt. Als Beispiel somatischer Paarung und nachfolgender Reduktion werden die Beobachtungen von Stein (1937) angeführt. Bei der Annahme somatischer Paarung zur Erklärung ihrer Befunde ist jedoch kaum zu verstehen, warum eine Zelle z. B. 128 Doppelchromosomen, eine andere 16 Oktaden, wieder eine andere fast nur Tetraden enthält. Diese Verhältnisse rühren sicher von Endomitosen in diploiden und polyploiden Zellen her. Stein beobachtete auch nie die haploide Zahl von Paarungseinheiten.

c) Prämeiotische Teilungen und mehrkernige Pollenmutterzellen

Prämeiotische Teilungen wurden nur einmal angetroffen. Die Knospen entwickeln sich weitgehend bereits im Herbst. In den beobachteten

Metaphasen waren die Chromosomen merklich größer als in den vegetativen Zellen (vgl. Abb. 6 *b* mit 7 *e*).

Mißgebildete Pollenmutterzellen ließen gelegentlich auf zum Teil starke Störungen der prämeiotischen Mitosen schließen. In manchen Fällen waren die Querwände in ungewöhnlicher Weise halbkreisförmig eingezogen, in anderen war die Zellteilung mehr oder weniger unvollständig oder gar nicht erfolgt. Durch Störungen der Karyokinese auch in zwei oder drei aufeinanderfolgenden Mitosen, entstanden stark hypoploide, aneuploide und polyploide Nuklei. Pollenmutterzellen mit 0 bis 5, häufig ungleichwertigen Kernen waren die Folge.

Der Prozentsatz schwach aneuploider Pollenmutterzellen war nicht zu bestimmen, weil Univalente und Bivalente nicht immer sicher zu unterscheiden waren und weil sich kleine Univalente zu leicht hinter Bivalenten verbergen konnten.

Die Nuklei der mehrkernigen Pollenmutterzellen blieben zum Teil wechselnd stark in der Entwicklung zurück. Manche der gestörten Kerne kamen zwar bis zur Metaphase I, aber ihre Chromosomen waren dünner und weniger färbbar als die von Mitkernen; andere verharrten in frühprophasischem Zustand. Zwischen Vollständigkeit und Entwicklungsfähigkeit bestand kein unbedingter Zusammenhang, weil auch Kerne mit stark verringerter Chromosomenzahl die Metaphase I ohne sichtbare Schädigung erreichen konnten. Holden und Mota (1956) fanden bei *Avena*-Hybriden, daß in zweikernigen Pollenmutterzellen der periphere Kern zugrunde ging; sie hielten ein radiales Wirkstoffgefälle für verantwortlich. Wie bei den mehrkernigen Pollenmutterzellen von *Hordeum* (Kamra, 1960) machte sich bei den Aurikeln kein derartiger, auch kein umgekehrter zytoplasmatischer Gradient bemerkbar.

Die Metaphasen I der verschiedenkernigen Pollenmutterzellen enthielten fast keine Univalente. Eine Zelle konnte fast völlig analysiert werden; ihre Kerne enthielten: $4_{IV} + 55_{II}$ (*P. marginata:* 2 n = 127; das kleinste Chromosom wurde nicht beobachtet); $1_{IV} + 29\ (30\ ?)_{II}$; $1_{IV} + 10_{II}$. Die Chromosomen des zweiten Kernes waren schwach gefärbt. Der vierte Kern war in früher Prophase stecken geblieben und umfaßte möglicherweise den Rest des dritten und vierten Genoms. Die meisten mehrkernigen Pollenmutterzellen enthielten aber neben einem etwa diploiden Kern nur noch einen unvollständigen, also nicht nur ganze Genome.

Ähnlich vollständige Paarung in stark aneuploiden Pollenmutterzellen, die nicht mehr durch zufällige Chromosomenverteilung erklärt werden kann, wurde von Gelin (1937), Gerstel (1955), Gottschalk (1958a; b), Gottschalk und Heide (1960), Müntzing und Prakken (1941) und Snoad (1954; 1955) beobachtet. Endoduplikation (Hakansson und Levan, 1957) kann nicht zur Erklärung herangezogen werden,

weil der große Kern immer etwa die normale Chromosomenzahl enthielt, und weil auch sonst keinerlei Anzeichen für ihr Auftreten sprach.

Zytomixis, wie sie Gelin (1937) annimmt, ist eine umstrittene Erscheinung. In einem Fall wurde auch bei Aurikeln ein möglicherweise zytomiktisches Phänomen beobachtet: zahlreiche Kerne schienen alle in der gleichen Richtung gewandert und mehr oder weniger stark in Nachbarzellen eingedrungen zu sein. Ein derartiger Vorgang hätte kaum so regelmäßig zu Pollenmutterzellen mit einem vollständigen und einem bis mehreren unvollständigen Kernen geführt.

Bei gestörter, verspätet, erst nach dem Beginn der Chromosomenpaarung (vgl. Smith in Swanson, 1958, S. 208) abgeschlossener Kern- und Zellteilung, wären hyperdiploide Nuklei (Müntzing und Prakken, 1941) zu erwarten. Derartige Kerne wurden jedoch nicht beobachtet.

Spaltung der Spindel in prämeiotischen Teilungen bei strenger Homologenassoziation (Snoad, 1954; 1955) würde, in Verbindung mit Störungen bei der Wandbildung, den Befund gut erklären.

Ob die Chromosomenzahl der oben erwähnten überzähligen Kerne zufällig zirka 2 x ($x = 11$) und zirka 6 x betrug, oder ob hier eine ähnliche Genomsonderung stattfand, wie sie z. B. bei tetraploiden Tomaten beobachtet wurde (Gottschalk, 1958a, b; Gottschalk und Heide, 1960), muß offen bleiben.

Die Metaphasen und Anaphasen II verschiedenkerniger Pollenmutterzellen einer anderen Knospe enthielten in der Mehrzahl nicht vier bzw. acht, sondern drei bzw. sechs Platten; zwei der Kerne waren dabei immer etwa haploid (n = 63), die übrigen stark hypoploid (zirka 7 bis zirka 23 Chromosomen). Hier lagen anscheinend anders geartete Störungen vor.

d) Meiose und Meioseverhalten der obligatorischen Chromosomen

Meiosen wurden sowohl bald nach Sonnenaufgang als auch am frühen Nachmittag, in rauhreifbedeckten Knospen wie bei warmem Wetter angetroffen. Die Größe der reduzierenden Knospen war auch innerhalb einer Art starken Schwankungen unterworfen (Moser, 1925). Die Pollenmutterzellen einer Knospe machten die Reifeteilung nur zum Teil gleichzeitig durch.

Über das Meioseverhalten der additiven Chromosomen wird im Abschnitt III berichtet.

Bei den euploiden Exemplaren begegneten Univalente im normalen Teilungsgeschehen selten. Die Bivalente waren im Diplotän größtenteils ringförmig. Die Form einzelner Bivalente in Diplotän und Metaphase, unsymmetrische Bivalente (vgl. Abb. 6 *c*), Brücken in Anaphase I und II, Fragmente wiesen auf vorhandene Strukturheterozygotie und fort-

dauernde Umbauten hin. Auffallend war das fast völlige Fehlen von Multivalenten bei den diploiden Arten und bei triploiden Formen (Bastarden). Bei schlechter Fixierung wurden gelegentlich Multivalentbildung und secondary association vorgetäuscht: Gute Präparate zeigten sehr regelmäßig verteilte Bivalente und nur bei wenigen Pflanzen in einem geringen Prozentsatz der Pollenmutterzellen Multivalente bzw. multivalentverdächtige Konfigurationen. Bei den Münchner Exemplaren der tetraploiden *P. marginata* und bei wild gesammelten Vertretern der hexaploiden *P. clusiana* dagegen waren Multivalentringe und -ketten häufig. Bei *P. marginata* ließ das regelmäßige Auftreten von Tetravalentringen (vgl. Abb. 5 *b*) auf reziproke Translokationen schließen; bei *P. clusiana* mögen die Verhältnisse ähnlich liegen. Die Ringe öffneten sich in der Anaphase zum Teil so, daß zwei benachbarte Chromosomen zum gleichen Pol gingen. Dadurch könnte die weitgehende Sterilität der *P. marginata*-Exemplare aus dem Botanischen Garten München bedingt sein.

Ungleiche Verteilung von Univalenten, fehlende oder mangelhafte Einordnung von Bivalenten (vgl. Abb. 6 *c*) in die Metaphase-Platte und Behinderung der Anaphasetrennung führte zu einem bei allen Pflanzen zu beobachtenden, in weiten Grenzen schwankenden Prozentsatz aneuploider Pollenkörner. Gelegentlich wurden innerhalb einer Knospe Pollenmutterzellen mit vollständiger Paarung bis zu fast völliger Asyndese (vgl. Abb. 4 *a*—*c*) beobachtet (vgl. Straub, 1937; Ansley, 1957/58). Stark schwankende Chromosomenzahlen in den Pollenkörnern können als Folge solcher Verhältnisse gelten (vgl. Abb. 4 *d*—*k*).

Vielfache Rückschlüsse auf Meiosestörungen erlaubte die Form der Pollenkörner. Bisweilen auftretende persistierende Brücken und laggards führten zu Doppelkörnern, die durch einen Kanal verbunden waren. Störungen der Karyokinese, mehr oder weniger vollständiges Versagen der Wandbildung, monokinetische Meiosen (vgl. unter *P. integrifolia* × *P. viscosa*) verursachten aneuploide und euploide schwach hypoploide bis tetraploide, ein- und mehrkernige Pollenkörner. Außerhalb der Spindeln und Kerne vagabundierende Einzelchromosomen bildeten bald zerfallende Zwergkerne, bei isolierter Lage Zwergpollenkörner. Multipolare Spindeln erzeugten Polyaden. In manchen Fällen entstanden durch übermäßige Spindelstreckung lange, schlauchförmige, bisweilen verzweigte Pollenzellen.

Das Ausmaß der Störungen hing nicht allein von der individuellen genetischen Konstitution ab. Mehrfache Beobachtungen zeigten neben ungestörten Knospen bei derselben Pflanze solche mit sehr zahlreichen Zwerg- oder Riesenpollenkörnern oder fast ganz verdorbenem Blütenstaub. Bei starken Störungen wurde gleichzeitig die Oberflächenstruktur der Pollenkörner unregelmäßig. Vermutlich wirkten auch Wetter-

einflüsse schädigend. Ähnliches mag für die erwähnten Mitosestörungen gelten (vgl. Barber und Callan, 1943).

e) Die Entwicklung der Pollenkörner

Die Volumina der Pollenmutterzellen eines Lang- und eines Kurzgriffels aus der *P.* „*hirsuta*"-Population von Avegno im unteren Maggiatal verhielten sich etwa wie 1 : 1,9. Das Verhältnis der Volumina reifer, in Karminessigsäure gequollener Pollenkörner derselben Pflanzen betrug, auf die gleiche Einheit bezogen, etwa 0,9 : 2,8. Da aus einer Pollenmutterzelle vier Pollenkörner (mit den Volumina $4 \cdot 0{,}9 = 3{,}6$ und $4 \cdot 2{,}8 = 11{,}2$) hervorgehen, waren die Tetraden demnach auf das vier- bzw. sechsfache Volumen angewachsen. An vier *P. minima*-Exemplaren vom Patscherkofel wurden bei Pollenmutterzellen Volumenproportionen von 1 : 2,2, bei reifen Pollenkörnern Proportionen von 1,3 : 2,6 — auf die obige Basis bezogen — geschätzt. Der Volumenzuwachs der Kurzgriffelpollenkörner war hier nicht gesteigert. Weitere Messungen an diploiden Sippen lassen spezifische Unterschiede der Pollenkorngrößen erwarten.

Bei einer kurzgriffligen Gartenaurikel wurde ein Pollenkornvolumen von etwa 2,5 Einheiten gefunden. Dieser Wert entspricht dem bei *P. hirsuta* und *P. minima* festgestellten. Die Angabe Vokoleks (1926), daß Pollenkörner von *P. hortensis* das doppelte Volumen haben, scheint auch für die von Ernst (1936; Vergleichswerte bei Ernst und Moser, 1925) untersuchten Exemplare nicht zuzutreffen. Möglicherweise sind die von Vokolek angegebenen Formunterschiede zwischen den Pollenkörnern von *P. pubescens* und *P. hortensis* auf einen ungleichen Reifezustand zurückzuführen.

Bei zwei *P. marginata*-Pflanzen wurden Pollenkornvolumina von 1,4 und 3,6, bei zwei *P. clusiana*-Pflanzen Volumina von 1,5 und 5 Einheiten gemessen. Das Volumen der Pollenkörner war hier weniger erhöht als dem Polyploidiegrad entsprechen würde.

Die erste Mitose im Pollenkorn wurde bei schönem Wetter bisher nur in den frühen Morgenstunden angetroffen — Moser (l. c.), der ab 10 Uhr fixierte, beobachtete keine Pollenmitosen. Bei *P. wulfeniana* und zum Teil auch bei anderen Arten erfolgte die erste Mitose am natürlichen Standort unter dem Schutz der Schneedecke. Bei rascher Entwicklung konnten über 50% der Pollenkörner einer Knospe gleichzeitig zur Teilung schreiten; meist war der Prozentsatz jedoch viel geringer. Die erste Mitose verlief nur teilweise in allen Zellen einer Tetrade gleichzeitig, wenn, wie in zwei sonst ungestörten Knospen, die Tetradenkörner in größerer Zahl verklebt blieben (eine der Pflanzen war euploid).

Eine niedrigere Zahl als $n = 28$ wurde (bei $2n = 62$ bzw. $2n = 64$) in Pollenkörnern nicht beobachtet. Stärker hypoploide Pollenkörner

vermochten die erste Mitose anscheinend nicht mehr durchzuführen. Schon die Pollenkörner mit n = 28 Chromosomen waren sehr selten. Pollenkörner mit einem fehlenden obligatorischen Chromosom traten dagegen nicht seltener auf als solche mit einem zuviel. Hyperploide bis tetraploide, auch stark aneuploide Pollenkörner waren in der ersten Mitose nicht sichtlich benachteiligt. In der Metaphase waren mit wechselnder Häufigkeit auch bei euploiden Pollenkörnern euploider Pflanzen einzelne Chromosomen über der Äquatorialplatte gelagert.

Da die Anaphasen der ersten Pollenmitosen rasch abliefen und ihre Chromosomen sehr klein waren, wurden sie nur ausnahmsweise untersucht. In einem Pollenkorn von *P. commutata* trat ein überzähliges, akinetisches Fragment auf; eine Pollentetrade zeigte in der ersten Metaphase entsprechend 31 + 31 + 31 + 32 Einheiten. Die in ihrer ersten Anaphase beobachteten tetraploiden Pollenkörner diploider Exemplare enthielten oft bis zu sieben Brücken. In mehreren Metaphasen polyploider Pollenkörner eines Präparates lag ein Teil der Chromosomen über die Spindel bis zu den Polen hin verstreut.

In den Pollentetraden standen die Teilungsspindeln der ersten Mitose radial; der generative Kern kam in der Mehrzahl der Zellen an die Außenwand, manchmal aber auch an die Innenwand zu liegen. Die Pollenkörner mit zwei haploiden Kernen — es traten auch mehrkernige und solche mit Kernen verschiedenen Polyploidiegrades auf — enthielten nach der ersten Pollenmitose einen dunkel gefärbten generativen und zwei helle vegetative Kerne; der vierte Kern war blasser als der generative und häufig nicht von den vegetativen zu unterscheiden.

Nach starken prämeiotischen Störungen wurden ausnahmsweise etwa 8-, 12- und 16ploide Pollenkörner beobachtet.

Die zweite Pollenmitose wurde in keiner Knospe angetroffen; sie dürfte regelmäßig erst nach der Keimung stattfinden. Reife Pollenkörner trieben nicht selten schon in der Anthere Pollenschläuche.

B. Die Chromosomenzahlen der Aurikeln

a) Zählungen

Wie die vielen Falschdeutungen zeigen (vgl. Tabelle 1), sind die Aurikeln ein schwieriges zytologisches Objekt. Wenn ich mehreren der bisherigen Bearbeiter in wichtigen Punkten widersprechen muß, so stützen sich meine Einwände auf ausgedehnte Beobachtungen. Insgesamt habe ich in mehrjähriger Arbeit über 230000 Aurikelchromosomen gezählt.

Die Untersuchungen wurden fast durchweg an Meiosen der Pollenmutterzellen und an den ersten Pollenmitosen vorgenommen, weil hier die Chromosomen in der halben Zahl oder doch in einer günstigeren

Tabelle 1

	Marchal, 1920	Vokolek, 1926	Moser, 1925	Strub, 1940	Bruun, 1932	Chiarugi, 1940	Wanner, 1943	Simon in Löve und Löve, 1961	Larsen, 1954	Chiarugi, 1956	Skalinska in Skalinska u. a., 1959	Mattick in Tischler, 1950	Casper in Spanowsky und Casper, 1959	
Subsektion *Cyanopsis*														
P. deorum														66
P. glutinosa												72		66; 67
Subsektion *Arthritica*														
P. spectabilis														66
P. glaucescens					56									66; 68 ?
P. wulfeniana														66
P. clusiana														zirka 198
Subsektion *Chamaecallis*														
P. minima					64									66; 67; 68; 69 ? 70; 73
Subsektion *Rhopsidium*														
P. kitaibeliana														66
P. integrifolia							62					bis 62		66; 68 ? zirka 70
P. tyrolensis														66
P. allionii														66*
Subsektion *Auricula*														
P. palinuri						44							66	66
P. carniolica														62; zirka 68
P. marginata					ca. 90									126; 127
P. auricula	54	54	72		56		62	62	62	62	62			62; 63; 64; 65? 66
P. viscosa				72			62							64; 65; 66; 67
Subsektion *Erythrodrosum*														
P. pedemontana														62
P. apennina														62*
P. daonensis														62; 63; 64; 65; 66
P. cottia														62*
P. villosa														62; 63; 64
P. hirsuta		54	72		64		62							62; 63; 64; 67
Hybriden														
P. hortensis		54					62							67; 70
P. pubescens		54	72				62							63; 64; zirka 74
P. auricula × *viscosa*				72			62							zirka 70
P. integrifolia × *viscosa*							62							zirka 68

* Vgl. Text.

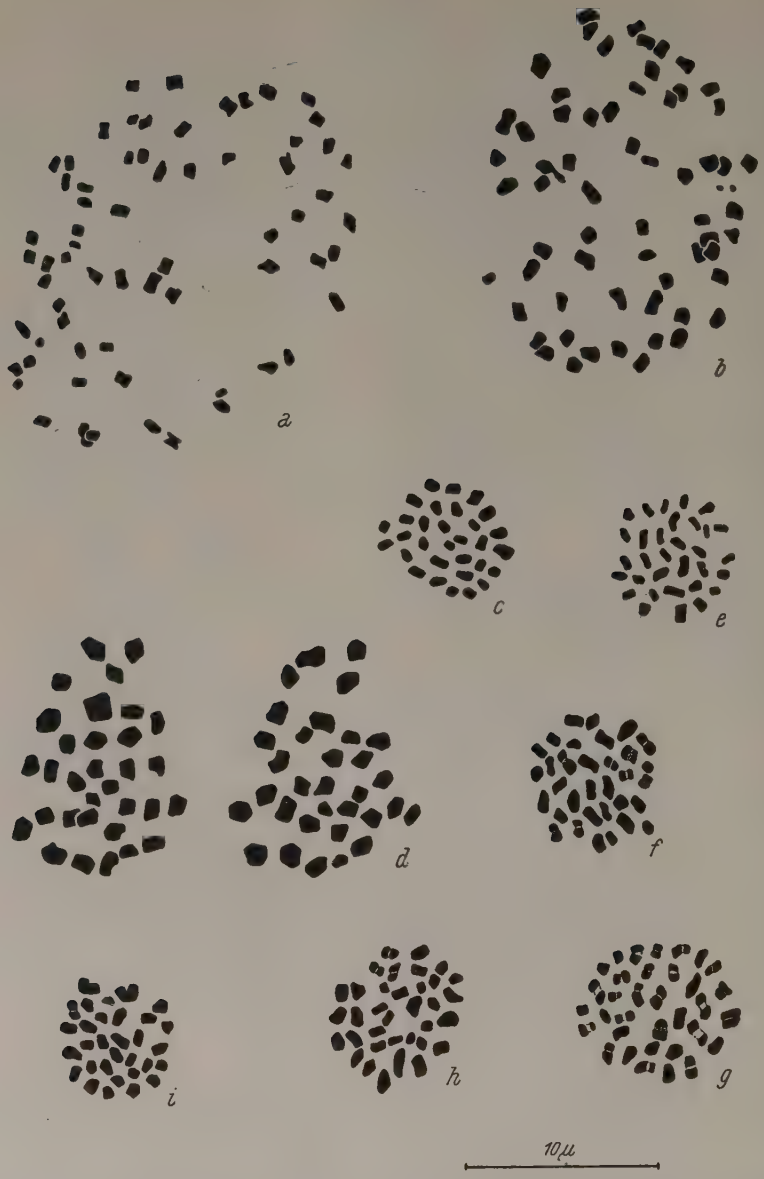

Abb. 1. *a P. allionii* G 3: Mitose aus einer vorbehandelten Wurzelspitze mit 2 n = 66 Chromosomen. *b P. apennina* S 1 vom Mte. Orsaro im Toskanischen Apennin: Mitose aus einer vorbehandelten Wurzelspitze: 2 n = = 62 (+ 2 ?); die beiden kleinen Chromatinkörper sind vermutlich Satelliten. *c—h P. auricula: c* f. *nuda n* 2 aus der Pähler Schlucht in Oberbayern (2 n = 62): Eine der 19 beobachteten Pollenmitosen, die einheitlich n = 31

Größe vorlagen, und weil diese Teilungsstadien nicht zu selten (in zirka 3% der Knospen) in einer Menge vorgefunden wurden, die die geforderte mehrfache Sicherung des Ergebnisses ermöglichte.

Bei *P. allionii*, *P. apennina* und *P. cottia* stand nur eine geringe Zahl von Wurzelspitzen zur Verfügung. Es war hier nicht möglich, das Auftreten von einem oder zwei additiven Chromosomen zu sichern oder völlig auszuschließen.

Primula allionii Loiseleur

Es standen drei, möglicherweise einem Klon zugehörige Pflanzen aus dem Botanischen Garten München (von Fontan bei Tenda in den Meeralpen?) zur Verfügung. Die besten Stadien aus vorbehandelten Wurzelspitzen ließen $2n = 66—67$ Chromosomen erkennen. Ursache der Unsicherheit war ein besonders großes Chromosom. Die Chromosomenzahl ist sehr wahrscheinlich $2n = 66$, sicher nicht niedriger.

Primula apennina Widmer

Das untersuchte Exemplar wurde am klassischen Fundort auf dem Mte. Orsaro im Toskanischen Apennin gesammelt. Das beste Teilungsstadium aus den vorbehandelten Wurzelspitzen zeigte $2n = 62$ Chromosomen und zwei kleine, benachbarte Partikel (vgl. Abb. 1 *b*), möglicherweise ein oder zwei additive Chromosomen, die in den anderen Kernen verdeckt lagen, oder eher zwei Satelliten, die, hier nicht zu erkennen, nicht abgetrennt waren. Auf jeden Fall beträgt die Zahl der Normalchromosomen $2n = 62$.

Primula auricula L.

Zur Untersuchung standen Aurikeln aus dem Botanischen Garten München (G), vom Hochschwab in den Eisenerzer Alpen (H) und von Riva am Gardasee (R) zur Verfügung. Die drei Pflanzen der f. *nuda* (Widmer) Lüdi (*n*) wurden in der Pähler Schlucht (Landkreis Weilheim/Oberbayern) gesammelt. Die Exemplare der var. *monacensis* Widmer (*m*) wurden aus Samen von Wildpflanzen einer kleinen Population bei Eicherloh im Nordosten Münchens gezogen. Die Pflanzen der ssp. *balbisii* (Lehmann) Arcang. (*b*) kamen vom Grödner Joch in den Dolomiten.

Chromosomen zeigten. *d* ssp. *balbisii* *b* 1 vom Grödner Joch in den Dolomiten ($2n = 64$): Anaphase I einer Pollenmutterzelle (die beiden Platten sind nebeneinander projiziert): $n + n = 32 + 32$. *e—h* G 5 ($2n = 66$): Die Zahlen $n = 32$ (*e*), 33 (*f*), 34 (*g*) und 35 (*h*) wurden in 5, 10, 5 bzw. 1 Pollenmitose I beobachtet. *i P. carniolica* G 10 ($2n = 62$): Eine der 23 von 29 Pollenmitosen I mit $n = 31$ Chromosomen

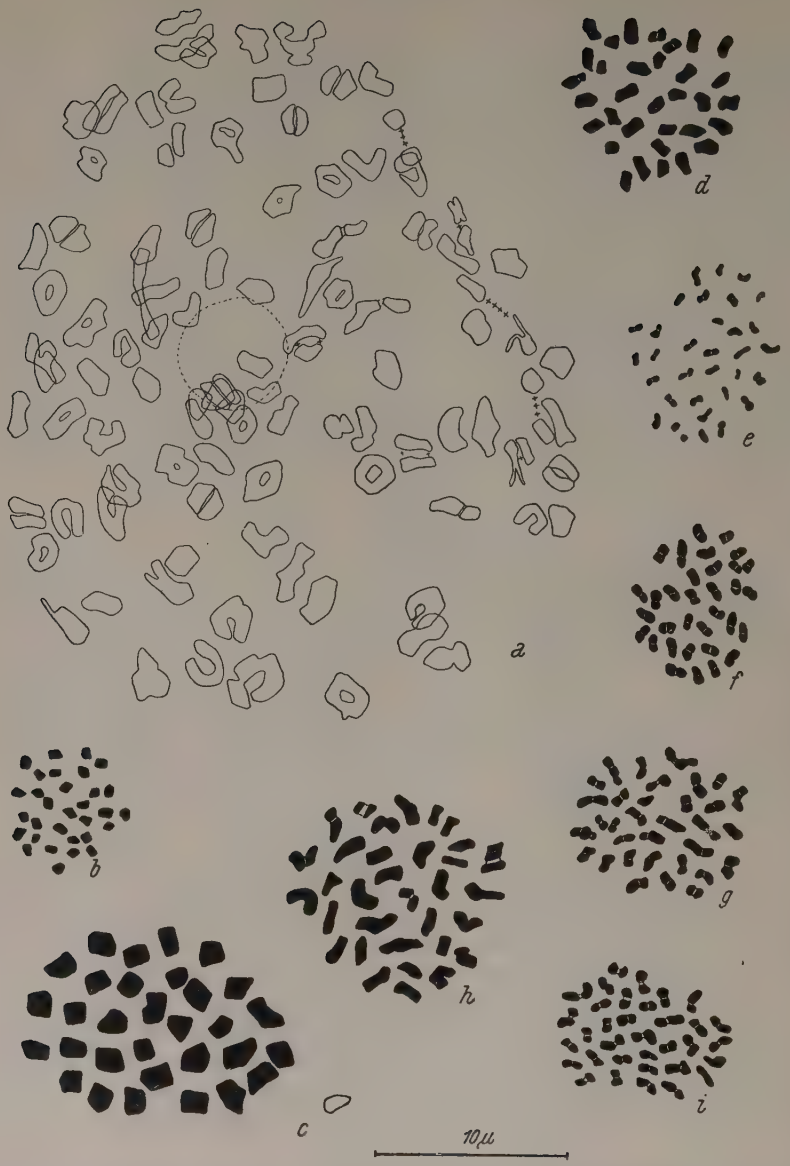

Abb. 2. *a P. clusiana* H 6 vom Hochschwab in den Eisenerzer Alpen: Pollenmutterzelle in spätem Diplotän: n = zirka 100 (vermutlich zusammengehörige Teile sind durch Kreuze verbunden). Am Nukleolus ein Multivalent? *b, c P. daonensis: b* J 4 vom Stilfser Joch in der Ortlergruppe (2 n = 62): Metaphase II einer Pollenmutterzelle mit n = 31 Chromosomen. *c* G 10 (2 n = = 63) Pollenmutterzelle in Metaphase I mit 31_{II} und 1_{I}. *d, e P. deorum* S 4 (2 n = 66): Zwei Pollenmitosen I aus einer Knospe mit je n = 33, in *e* be-

Pflanzen, die wahrscheinlich einem Klon angehören, erhielten die gleiche Kennziffer in der Nummer. Die Zählungen ergaben:

2 n = 62	H 1;			*n* 2;	*n* 3; *m* 33;	
				n 4;		
2 n = 63	G 82;	G 82 l;	G 82 o;		*m* 14 a; *m* 17 c;	
	G 82 u;	G 99;	G 99 r;		*m* 18 c; *m* 101;	
2 n = 64	R 6;				*m* 70;	*b* 1
2 n = 65						
2 n = 66	G 5.					

Primula carniolica Jacquin

Zwei Pflanzen aus dem Botanischen Garten München zeigten 2 n = 62, ein Klon (zwei Exemplare) vom Schachengarten 2 n = zirka 68 Chromosomen. Die Pflanzen wurden wahrscheinlich alle in der Iska-Schlucht bei Laibach/Jugoslawien gesammelt.

Primula clusiana Tausch

Bei zwei Pflanzen aus dem Botanischen Garten München, zwei von der Rax in den Österreichischen Kalkalpen (die Blätter waren hier leicht gezähnt), sechs vom Hochschwab in den Eisenerzer Alpen und vier Exemplaren von der Pühringer Hütte im Toten Gebirge ergaben Zählversuche an somatischen Mitosen Werte, die für 2 n zwischen 192 und 205 schwankten.

In den Meiosen begegneten Multivalente häufig. Die Meiosestörungen lassen das Auftreten von Aneuploiden erwarten; bei dem hohen Polyploidiegrad der Art ist auch mit Hypoploiden zu rechnen. Trotz vieler Untersuchungen kann für keine Pflanze eine genaue Zahl angegeben werden. Jedoch sind die Pflanzen durchweg etwa hexaploid auf der Basis der Sektion *Auricula* (6 · 33 = 198) bzw. oktokaidekaploid auf der häufigsten Grundzahl der Gattung (18 · 11 = 198). In der Zahl der Chromosomen wird *P. clusiana* nur von wenigen Alpenpflanzen übertroffen.

Primula cottia Widmer

Wurzelspitzen einer Pflanze aus dem Val Germanasca in den Kottischen Alpen wurden zwei Stunden — ausnahmsweise mit einer gesättigten wäßrigen Lösung von 8-hydroxy-Chinolin — vorbehandelt. Die meisten

---

sonders kleinen Chromosomen. Von 44 Pollenkörnern hatte nur eines eine abweichende Zahl. *f P. glaucescens* G 6 (2 n = 66): Pollenmitose I mit n = 33 Chromosomen. Von den 20 untersuchten Pollenkörnern zeigten 16 die normale, der Rest eine etwas erhöhte Zahl. *g—i P. glutinosa* vom Rollepaß in den Dolomiten: *g* R 28 (2 n = 66): Pollenmitose I mit n = 33 Chromosomen. *h, i* R 39 (2 n = 67): In den Pollenmitosen I waren die Werte n = 33 (*h*) und 34 (*i*) etwa gleich häufig

Abb. 3. *a—h Primula hirsuta: a* M 3 von Mezzovico am Mte. Ceneri im Tessin (2 n = 62): Metaphase I einer Pollenmutterzelle: n = 31. 2_{II} durch einen dünnen Chromatinfaden verbunden. *b—e* Pflanzen von Avegno im unteren Val Maggia im Tessin: *b* A 4 (2 n = 63): Metaphase I einer Pollenmutterzelle mit 31_{II} und 1_{I}; das Univalent ist eines der kleineren Chromosomen. *c* A 16 (2 n = 64): Metaphase I einer Pollenmutterzelle. Zwei randständige Dyaden sind auffallend weit voneinander entfernt. *d, e* A 3 (2 n =

Teilungsstadien ließen zwei viel kleinere Chromatinpartikel erkennen. Nur in einem Falle waren sechs kleinere Teilchen zu unterscheiden, dafür fehlten aber Chromosomen normaler Größe. Da sich bei der Vorbehandlung die Trabantenstiele möglicherweise nur wenig kontrahierten, bleibt das Auftreten additiver Chromosomen durch weitere Beobachtungen zu bestätigen. Die Zahl der Chromosomen normaler Größe beträgt nach zwei Kernen wahrscheinlich, nach einem dritten sehr wahrscheinlich $2n = 62$.

Primula daonensis Leybold

An Pflanzen des Botanischen Gartens München (G), seiner Zweigstelle auf dem Schachen (S) und an einem Exemplar vom Stilfser Joch in der Ortlergruppe (J) wurden folgende Zahlen gefunden:

$2n = 62$	S 1;		G 1;	G 20;	J 14;
$2n = 63$	S 2;		G 10;		
$2n = 64$	S 3;	S 5;	G 5;		
$2n = 65$	S 4?				
$2n = 66$	S 6?	S 7?			

Die beiden Knospen der Exemplare S 6 und S 7 waren meiotisch sehr stark, nicht nur auf Grund der additiven Chromosomen, gestört. Ihre Chromosomenzahl wurde aus dem auffälligen Überwiegen von Pollenkörnern mit $n = 33$ Chromosomen erschlossen.

Primula deorum Velenowsky

Bei sieben Pflanzen vom Schachengarten, die wahrscheinlich einem Klon angehören, wurde einheitlich die Chromosomenzahl $2n = 66$ festgestellt.

Primula glaucescens Moretti

Für eine Pflanze konnte die Zahl $2n = 66$ gesichert, für fünf weitere wahrscheinlich gemacht werden. Ein siebentes Exemplar hatte $2n =$ zirka 68 Chromosomen.

Primula glutinosa Wulfen

Bei zwei Pflanzen vom Schachengarten und vier Exemplaren vom Rollepaß in den Dolomiten zeigten die Pollenmitosen sehr einheitlich

---

$= 67$): Metaphase I und II von Pollenmutterzellen. In *d* ist nur das kleinste Chromosom univalent geblieben; die übrigen sind zu 33 Bivalenten gepaart; bei *e* enthält eine der Platten, entsprechend der Zahl der Additiven, fünf Chromosomen mehr als die andere: $n + n = 31 + 36$. *f* G 1 a ($2n = 63$): Anaphase II einer Pollenmutterzelle (die vier Platten sind nebeneinander projiziert): Das kleinste Chromosom (untere Platten, Mitte des linken Randes) hat keinen Partner; es blieb, wie es bei den Aurikeln die Regel ist, in der Anaphase I ungeteilt und spaltete sich erst in der Anaphase II

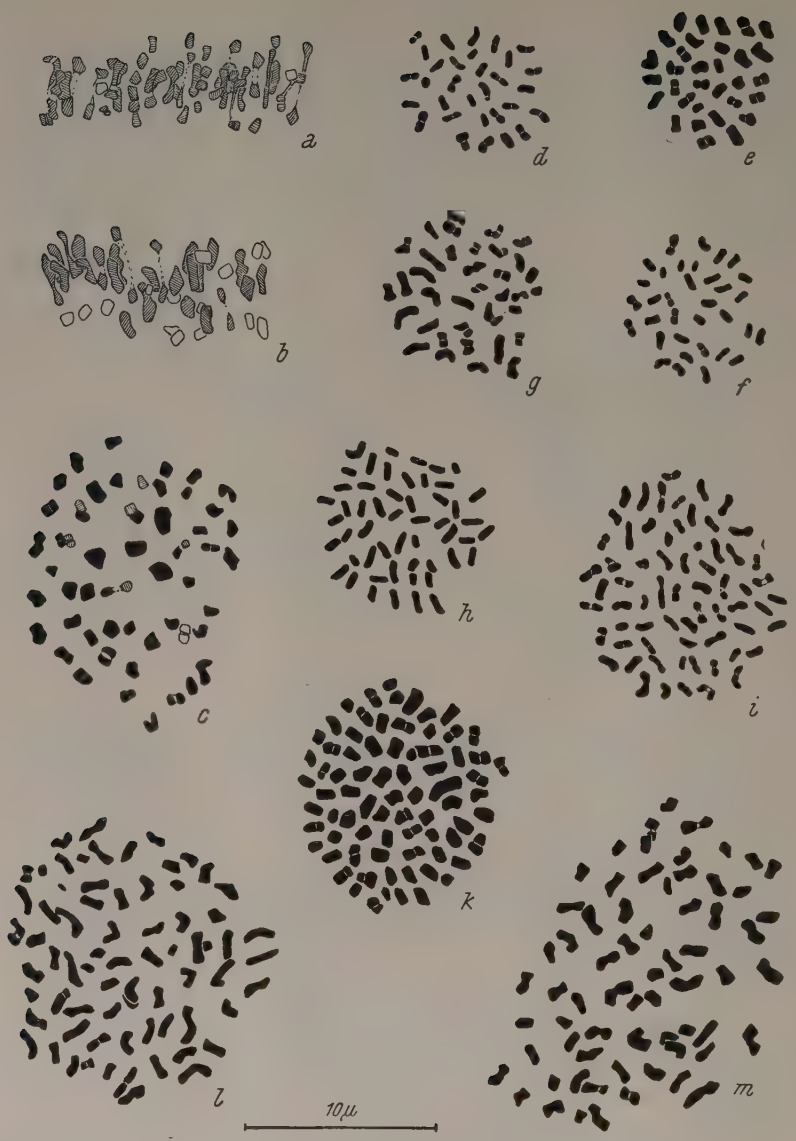

Abb. 4. *a—i* *P. integrifolia* vom Berninapaß in Graubünden: *a—c* B 52 (2 n = 66): Metaphase I von Pollenmutterzellen aus einer Knospe mit starken Syndesestörungen: *a* $32_{II} + 2_I$ (zusammengehörige Dyaden parallel schraffiert; Univalente weiß). *b* $25_{II} + 15_I$; das 16. Univalent war wohl verdeckt. *c* Wahrscheinlich $16_{II} + 34_I$; die Bivalente waren in Aufsicht nur teilweise sicher als solche zu erkennen (untere Hälfte schraffiert). Ein Univalent (weiß) lag weit über der Platte. *d—i* B 78 (2 n = 66): Die

n = 33 Chromosomen. Für eine fünfte Pflanze vom Rollepaß ergab sich mit großer Wahrscheinlichkeit die Zahl 2 n = 67.

Primula hirsuta Allioni

An Pflanzen aus dem Botanischen Garten München (G), vom Schachengarten (S), von Gries im Sellrain in Tirol (T), vom Berninapaß in Graubünden (B), vom Silvaplana-See im Oberengadin (E), von Mezzovico am Mte. Ceneri im Tessin (M), vom oberen Val Bavona im Tessin (V) und vom unteren Val Maggia im Tessin (A) wurden folgende Zahlen festgestellt:

2 n = 62	G 31;	E 4;		M 3;	M 7;	V 2;	B 29;	B 35;	T 1; T 2;
	S 1;						B 77;	B 80;	T 10;
2 n = 63	G 1 a;			A 4;	A 14;	A 15;			
2 n = 64	G 50;	E 3;	E 5;	A 16;	A 20;	A 24;			
2 n = 65									
2 n = 66									
2 n = 67				A 3;	A 12?				

Die Knospe des Exemplares E 4 war meiotisch sehr stark gestört: etwa 75% der Pollenkörner waren aneuploid. Die Zahlen schwankten zwischen n = 28 und n = 34.

Zwei in der Liste nicht erwähnte Pflanzen vom Berninapaß hatten wahrscheinlich wie die anderen 2 n = 62 Chromosomen: die neun beobachteten Pollenmitosen zeigten jedenfalls n = 31 Chromosomen.

Die Population von Avegno im unteren Val Maggia ist morphologisch sehr einheitlich. Alle Pflanzen gehören einer Form mit kurzen Drüsenhaaren an, die an mehreren Stellen zwischen Locarno und Intragna und im unteren Val Maggia reine Bestände bildet. Ihr systematischer Wert wird noch einer Prüfung unterzogen.

Die Pflanzen des oberen Val Bavona und von Mezzovico bilden bezüglich des Behaarungsmerkmales Übergangspopulationen zu gewöhnlicher *P. hirsuta*.

Die Pflanzen von Avegno sind zytologisch sehr uneinheitlich. Aus den Übergangspopulationen liegen dagegen bisher nur euploide Zahlen vor. Weitere Untersuchungen werden vielleicht Schlüsse auf das relative Alter der Form von Avegno bzw. der additiven Chromosomen erlauben.

Zahlen n = 31 (*d*), 32 (*e*), 33, 34 (*f*), 36 (*g*), 52 (*h*), 66 (*i*) wurden in 1, 12, 26, 5, 1, 1, bzw. 2 von 40 auswertbaren Pollenmitosen I angetroffen. *k* Pollenmitose I aus einer ähnlich stark gestörten Knospe von *P. daonensis* S 7 mit n = 76 Chromosomen. *l* *P. integrifolia* P 2 vom Col di Tourmalet in den Pyrenäen: Metaphaseplatte aus einer vorbehandelten Wurzelspitze mit 2 n = zirka 70 Chromosomen. *m* *P. kitaibeliana* V 2 vom Bačič kuk im Velebit: Metaphase aus einer vorbehandelten Wurzelspitze: 2 n = 66

Abb. 5. *a—d P. marginata: a* G 20 (2 n = 126): Ausschnitt aus einer Pollenmutterzelle in Anaphase I (118 Dyaden sind weggelassen). Die zwei kleinsten Chromosomen liegen einander benachbart am Plattenrand und sind annähernd gleich groß. *b* G 21 (2 n = 126): Ausschnitte aus einer Pollenmutterzelle in Metaphase I mit zwei Tetravalentringen. Zwei Chromosomen, darunter das kleinste, liegen einander benachbart am Plattenrand; sie waren, ihrer Lage nach zu schließen, gepaart. *c, d* G 31 (2 n = 127):

Primula integrifolia L.

An Meiosen und Pollenmitosen I aus Blütenknospen vom Berninapaß in Graubünden wurde für sieben Pflanzen die Chromosomenzahl n = 33 nachgewiesen. Von weiteren fünf Pflanzen standen nur 24 auswertbare Pollenmitosen zur Verfügung, die Ergebnisse sprachen jedoch auch hier einheitlich für den gleichen Wert. Für elf Exemplare vom selben Standort konnte an Mitosestadien die Zahl 2 n = 66 wahrscheinlich gemacht werden.

Fünf Pflanzen (ein Klon?) vom Col di Tourmalet in den Pyrenäen zeigten um 2 n = 70 Chromosomen. Bei einem sechsten Exemplar lag die Chromosomenzahl wahrscheinlich weniger hoch über 2 n = 66.

Primula kitaibeliana Schott

An vier Exemplaren vom Bačič kuk im Velebit (1300 m) wurden 2 n = 66 Chromosomen gezählt. Bei einer Pflanze von der Prenj-Planina (2000 m) in Bosnien zeigte eine somatische Prometaphase einen zusätzlichen, 67. Chromatinkörper, der vielleicht ein additives Chromosom, eher aber einen Satelliten darstellte — er wurde in den anderen Zellen nicht beobachtet.

Primula marginata Curtis

Bei drei Pflanzen aus dem Botanischen Garten München wurde die Chromosomenzahl zu 2 n = 126 bestimmt; ein viertes Exemplar zeigte 2 n = 127 Chromosomen.

Für sieben Exemplare vom Col di Tenda (Limonetto) bzw. vom Val Incisa nördlich Ventimiglia in Ligurien konnte an Wurzelspitzen-Mitosen

---

c Späte Metaphase I einer Pollenmutterzelle: Rechts unten am Plattenrand ein sehr unsymmetrisches Bivalent. Das kleinste Chromosom rechts oben am Plattenrand ist ohne Partner. Zwei (drei?) Tetravalente sind zu erkennen. *d* Ausschnitt aus einer Pollenmutterzelle in Metaphase I (2_{IV} und 50_{II} sind weggelassen). Das größere der beiden kleinen Chromosomen liegt dem partnerlosen Chromosom normaler Größe benachbart. *e*—*o* *P. minima* vom Patscherkofel: *e* P 486 (2 n = 66): 27 von 30 Pollenmitosen I ließen n = 33 (*e*), die übrigen n = 32 und 34 Chromosomen erkennen. *f*, *g* P 205 (2 n = 67): Von 25 Pollenmitosen I zeigten 1 n = 32, 11 n = 33 (*f*) und 13 n = 34 (*g*) Chromosomen. *h* P 409 (2 n = 68): Metaphase I einer Pollenmutterzelle mit 34_{II} *i* P 288 (2 n = 69?): Pollenmitose I mit einem sehr kleinen Chromosom. *k*—*m* P 210 (2 n = 70): In Pollenmitosen I wurden 32—38 Chromosomen beobachtet. Die drei mittleren Werte waren die häufigsten: n = 34 (*k*), n = 35 (bei 23 von 35 Pollenkörnern, z. B. bei *l*), n = 36 (*m*). *n*, *o* P 527 (2 n = 73); Metaphasen I aus Pollenmutterzellen: *n* Höchstens ein Chromosom ist univalent (weiß). *o* Entsprechend der Zahl der Additiven sind sieben Chromosomen ungepaart (weiß) geblieben; fünf davon liegen nebeneinander, alle am Plattenrand

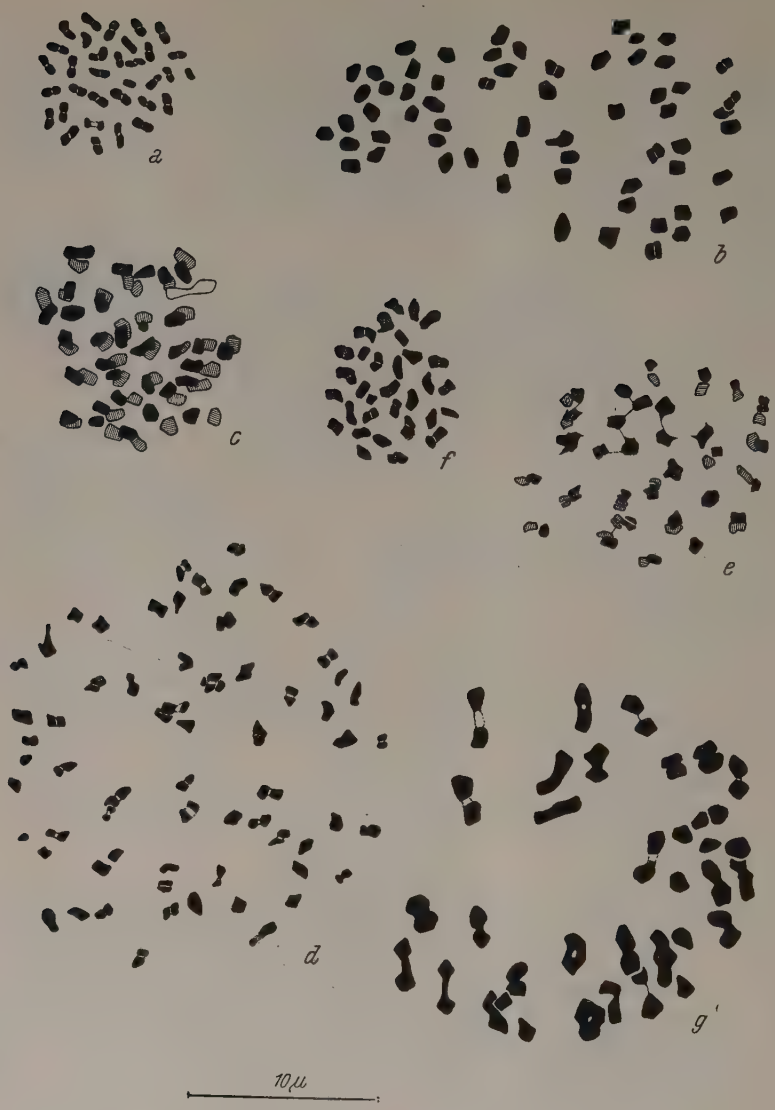

Abb. 6. *a P. palinuri* G 1 (2 n = 66): Pollenmitose I mit n = 33 Chromosomen. *b P. pedemontana* N 1 vom Colle Nivolet in den Grajischen Alpen (2 n = 62): Prämeiotische Archespormitose (nicht vorbehandelt). *c P. spectabilis* T 7 vom Tremalzopaß in den judikarischen Alpen (2 n = 66): Späte Metaphase I aus einer Pollenmutterzelle mit 33_{II}. Eines der Bivalenten (weiß) liegt dicht über der Platte quer. An dieses schließt sich dem Zentrum zu ein wahrscheinlich unsymmetrisches Bivalent an. In anderen Pollenmutterzellen derselben Knospe wurden je zwei Univalente etwas verschiedener

lediglich nachgewiesen werden, daß ihre Chromosomenzahl von den obigen Werten nicht sehr verschieden ist.

Primula minima L.

Zählungen an Pflanzen vom Mte. Cavallazzo am Rollepaß in den Dolomiten (R) und vom Patscherkofel bei Innsbruck (P) brachten folgende Ergebnisse:

2 n = 66			P 486;		
2 n = 67	R 29;	R 42;	P 205;	P 251;	P 551;
2 n = 68			P 284;	P 373;	P 409;
2 n = 69			P 264 ?	P 288;	
2 n = 70			P 210;		
2 n = 71					
2 n = 72					
2 n = 73			P 527.		

Bei weiteren Pflanzen vom Patscherkofel konnte die Chromosomenzahl annähernd bestimmt werden; auch hier lagen die erhaltenen Werte mit nur einer Ausnahme über 2 n = 66.

In einem Präparat verlief die Reduktionsteilung sukzedan (vgl. Fagerlind, 1937).

Primula palinuri Petagna

An Pflanzen aus dem Botanischen Garten München (zwei Herkünfte) wurde die Chromosomenzahl zu 2 n = 66 bestimmt. Ihre Meiose zeigte keine Spur der starken Störungen, wie sie bei triploiden Aurikeln auftreten. Frisches Material aus Jena — die Pflanzen stammen von einer Aufsammlung am natürlichen Standort (Spanowsky und Casper 1959) — hatte den gleichen Polyploidiegrad wie die Münchner Exemplare.

Primula pedemontana Thomas

Bei zwei Exemplaren vom Colle Nivolet in den Grajischen Alpen wurden 2 n = 62 Chromosomen gezählt.

Größe beobachtet. In Anaphasen I war die Verteilung von zwei bis vier Chromosomen leicht gestört. *d P. tyrolensis* R 1 vom Rollepaß in den Dolomiten: Mitose aus einer vorbehandelten Wurzelspitze mit 2 n = 66 Chromosomen. *e—g P. villosa: e* G 1 (2 n = 62): Leicht pyknotische Metaphase I einer Pollenmutterzelle: Einige der 31 Bivalente sind durch Chromatinfäden untereinander verbunden. Die meisten Pollenmutterzellen der Knospe waren stärker betroffen. *f* G 2 (2 n = 64) Pollenmitose I mit n = 32 Chromosomen. *g* ssp. *commutata* K 3 von Herberstein in der Oststeiermark (2 n = 62): Stark gequetschte Metaphase I einer Pollenmutterzelle mit 31 Bivalenten

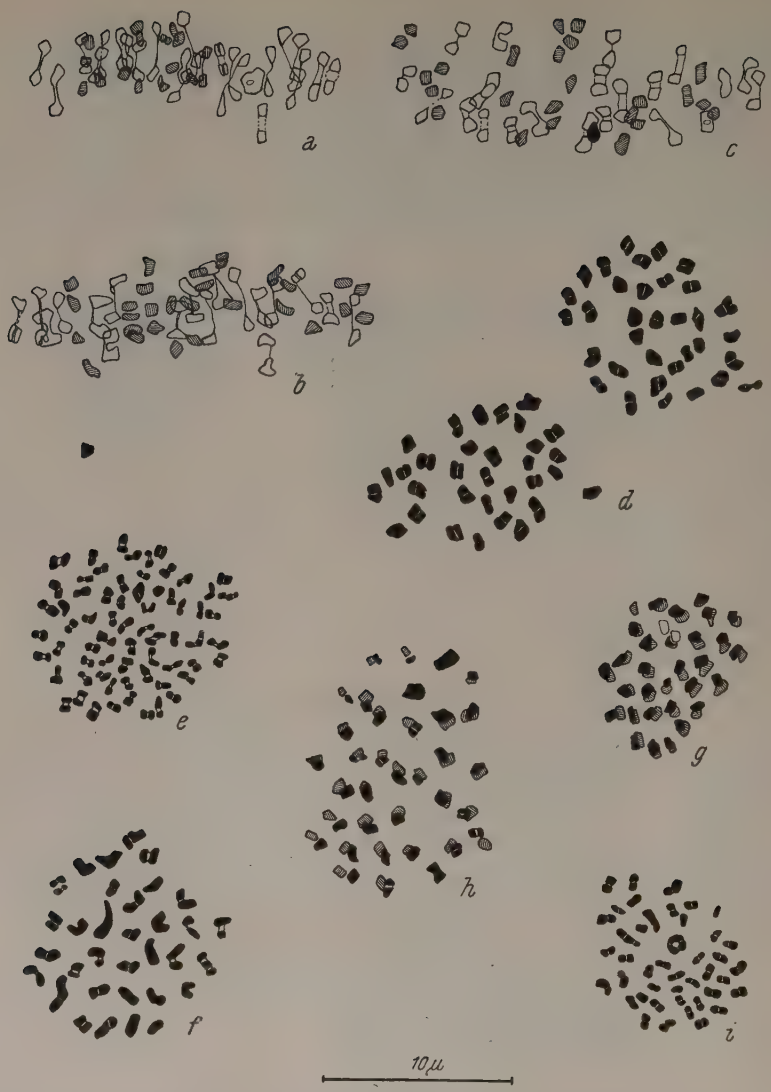

Abb. 7. *a—d P. viscosa:* *a* und *c* vom Berninapaß in Graubünden. *a—c* Späte Metaphasen I aus Embryosackmutterzellen (Univalente schwarz, zusammengehörige Bivalenthälften parallel schraffiert). *a* B 32 (2 n = 64): 32_{II}. *b* G 21 (2 n = 65): $32_{II} + 1_{I}$. *c* B 23 (2 n = 67): $33_{II} + 1_{I}$. *d* S 4: Anaphase I einer Pollenmutterzelle (die beiden Platten nebeneinander projiziert). Von den n + n = 32 + 34 Chromosomen hinkt keines nach. *e, f P. wulfeniana* vom Hochobir in den Karawanken: Somatische Metaphasen aus unvorbehandelten Blütenknospen: *e* H 10: 2 n = 66; *f* H 36 (2 n = zirka 66): Metaphase einer ausnahmsweise haploiden Zelle mit n = 33 Chromosomen. *g P.* × *pubescens* G 1 (2 n = 63): Metaphase I einer Pollenmutter-

Primula spectabilis Trattinnick*

Bei drei Pflanzen ließ sich die Chromosomenzahl mit großer, bei drei weiteren mit geringerer Sicherheit zu 2 n = 66 bestimmen. Die untersuchten Pflanzen und Blütenknospen wurden auf dem Tremalzo-Paß in den Judikarischen Alpen gesammelt.

Primula tyrolensis Schott

Für ein Exemplar konnte der Wert 2 n = 66 gesichert, für drei weitere wahrscheinlich gemacht werden. Das geprüfte Material kam vom Mte. Castellazzo am Rollepaß in den Dolomiten.

Primula villosa Jacquin

Bei zwei Pflanzen aus dem Botanischen Garten München bzw. vom Schachengarten wurden 2 n = 62, bei einer dritten 2 n = 64 Chromosomen gezählt.

Für drei Pflanzen vom Rennfeld bei Bruck an der Mur machte die Untersuchung von Wurzelspitzen die Zahl 2 n = 62 sicher und für je ein weiteres Exemplar vom selben Standort die Zahlen 2 n = 62, 2 n = 63 und 2 n = 64 wahrscheinlich.

Primula villosa ssp. *commutata* Widmer

Zwei Exemplare aus dem Botanischen Garten München und ein bei Herberstein in der Oststeiermark frisch gesammeltes zeigten einheitlich 2 n = 62 Chromosomen.

Primula viscosa Allioni

Zählungen an Pflanzen der f. *graveolens* (Hegetschw. et Heer) Pax vom Berninapaß (B), an Pflanzen der f. *cynoglossifolia* (Widmer) Pax vom Botanischen Garten München (G) und an Exemplaren vom Schachengarten (S) ergaben:

2 n = 64	S 1;	S 2;	B 14;	B 31;
2 n = 65	G 21;			
2 n = 66	G 1 m;	G 1 r;		
2 n = 67			B 23.	

* Zur Nomenklatur vgl. Trattinnick (1814), Widmer (1891, S. 73 f.) und Degen (1908).

zelle mit $31_{II} + 1_{I}$; ein Bivalent ist ausnahmsweise nicht in die Platte eingeordnet. *h P.* × *hortensis* „Broadwell Gold" (2 n = 70): Metaphase I einer Pollenmutterzelle mit 35_{II}. Die drei kleinsten Bivalente am oberen Plattenrand. *i P. minima?:* Pollenmitose I aus der Knospe einer triploiden Pflanze: *n* = 43; ein Chromosom ist ringförmig

Bei weiteren Pflanzen, zwei vom Schachengarten und sechs vom Berninapaß, standen nur wenige gute Meiosen und Pollenmitosen zur Verfügung; die erhaltenen Werte weisen auf Chromosomenzahlen von 2 n = 64 und darüber hin.

Nach den Pollenmitosen zu schließen, verlief die Meiose des Exemplares B 14, allerdings auch der Pflanzen G 1 m und G 1 r sehr regelmäßig.

Primula wulfeniana Schott

Frisch ausgeaperte Blütenknospen vom Hochobir in den Karawanken waren durchweg zu weit entwickelt. An Hand von Wurzelspitzenmitosen konnte für wenigstens drei Pflanzen vom Hochobir die Chromosomenzahl 2 n = 66 gesichert werden.

Von der karpatischen ssp. *baumgarteniana* Degen et Moesz stand leider kein Material zur Verfügung.

Diploide Hybriden

Primula × pubescens (= P. auricula × P. hirsuta)

Drei Exemplare aus dem Botanischen Garten München zeigten 2 n = 63, 2 n = 64 und 2 n = zirka 74 Chromosomen. Die Reduktion erfolgte bei den Exemplaren mit wenig additiven Chromosomen sehr regelmäßig.

Primula × hortensis

Bei einer riesenwüchsigen Aurikel aus dem Botanischen Garten München wurde die Chromosomenzahl zu 2 n = 67 bestimmt. Eine Pflanze der Kulturform Broadwell Gold ließ 2 n = 70 Chromosomen unterscheiden. Nach Vokolek (1926) hat *P. × hortensis* doppelt so große Chromosomen wie *P. × pubescens* (vgl. dazu jedoch S. 56 und 61).

Primula auricula × P. viscosa

Die Zählung eines Exemplares vom Schachengarten ergab 2 n = zirka 70 Chromosomen. Die Metaphasen I in zwei Embryosackmutterzellen enthielten nur je zwei Univalente.

Primula integrifolia × P. viscosa

Eine Blütenknospe aus dem Botanischen Garten München enthielt ausschließlich sehr regelmäßige Pollen-Dyaden mit je 0 bis 2 Zwergzellen. Nach einer relativ regelmäßigen Anaphase I erfolgte anscheinend keine weitere Teilung mehr (vgl. Snoad, 1954). Die Ausbildung der Pollenkörner anderer Knospen ließ auf starke Meiosestörungen schließen, wie sie Wanner (1943) direkt beobachtete. Eine Untersuchung somatischer Mitosen führte für ein Exemplar zur Zahl 2 n = zirka 68 Chromosomen.

Triploide Formen

Mehrere Pflanzen aus dem Botanischen Garten München vom Aussehen einer riesenhaften *P. minima* erwiesen sich als triploid. Möglicherweise handelt es sich um triploide Exemplare von *P. minima*, vielleicht aber auch um einen Bastard mit einer diploiden Sippe der Sektion *Arthritica*, der das *P. minima*-Genom zweimal enthält. Die Pollenmitosen ließen meist zwischen 40 und 50 Chromosomen unterscheiden. Mehrfach traten Fragmente auf, die fast nur noch aus der achromatischen Zentromerregion bestanden und kaum zu erkennen waren. In einem Pollenkorn wurde ein Ringchromosom beobachtet.

Auch eine *Erythrodrosum*-Pflanze, nach der Behaarung ein Exemplar von *P. villosa*, zeigte in den somatischen Mitosen einen triploiden Chromosomensatz.

Ein größerer Rasen vom Schachengarten dürfte einen Klon triploider *P. hirsuta* oder eines triploiden *P. hirsuta*-Bastardes darstellen. In der Meiose der Embryosackmutterzellen waren etwa zwei Drittel der Chromosomen gepaart. Wie bei den anderen Triploiden traten unter normalen Bedingungen nur wenige Zwergpollenkörner auf.

Die Kulturform *P. marven* erwies sich entsprechend ihrer Zusammensetzung *(P. auricula* × *P. carniolica)* × *P. marginata* an somatischen Mitosen als triploid. Bei einem weiteren triploiden Aurikelstock aus dem Botanischen Garten München dürfte es sich ebenfalls um einen *P. marginata*-Bastard handeln. Hier blieb in den Meiosen der Pollenmutterzellen ein knappes Drittel der Chromosomen ungepaart.

Das Auftreten triploider Pflanzen und triploider Bastarde zwischen diploiden Arten ist vermutlich auf die zahlreichen unreduzierten Gonen zurückzuführen — auch bei der Makrosporogenese wurde Restitutionskernbildung beobachtet. Triploide Bastarde können Rückkreuzungen unfruchtbarer diploider Bastarde vortäuschen.

b) Bisherige und neue Zahlen

Marchal (1920), Vokolek (1926), Moser (1925) und Strub (1940) hielten $x = 9$ für die Grundzahl der Sektion. Bruun (1932) kam auf die Basiszahl $x = 8$, vertraute aber den Angaben von Moser mehr als seinen eigenen Beobachtungen (l. c. S. 133). Chiarugi (1940) fand — wohl durch einen Irrtum — die eigentliche Grundzahl der Sektion, $x = 11$. Wanner (1943) entdeckte die sekundäre Basis $x = 31$.

Marchal, Vokolek und Bruun gaben für mehrere Arten die Chromosomenzahl $2\,n = 54$ bzw. $2\,n = 56$ an. Obwohl ich von etwa 110 diploiden Aurikeln die Chromosomenzahl genau feststellte und bei ebensovielen Exemplaren annähernd bestimmte, fand ich nie einen so niedrigen Wert. Es ist sehr unwahrscheinlich, daß derart abweichende Zahlen gleichzeitig bei verschiedenen Arten vorlagen.

Bruun zählte noch bei zwei Arten 2 n = 64 und bei einer dritten 2 n = zirka 90 Chromosomen. Für *P. hirsuta* wurde die Zahl 2 n = 64 erneut nachgewiesen; ob aber auch bei *P. minima* dieser Wert vorkommt, ist fraglich. Bruun selbst rechnete mit der Möglichkeit eines kleinen Zählfehlers. *P. marginata* schließlich hat nicht zirka 90, sondern über 120 Chromosomen.

Moser und Strub nahmen bei ihrem Material durchweg eine Chromosomenzahl von 2 n = 72 an. Solche Werte kommen zwar vereinzelt vor — bei *P. hortensis* und *P. auricula* × *P. viscosa* zählte ich immerhin 2 n = 70, bei *P. auricula* × *P. hirsuta* in einem Fall sogar 2 n = zirka 74 Chromosomen — auf keinen Fall aber sind so hohe Zahlen die allein — oder auch nur die vorherrschenden Werte.

Wanner bestimmte für vier Arten und vier Bastarde die Chromosomenzahl als 2 n = 62. Bei zwei dieser Arten, bei *P. auricula* und *P. hirsuta*, stellte ich die gleiche Zahl als die häufigste fest; bei der dritten, bei *P. viscosa*, fand ich kein Exemplar mit weniger als 2 n = 64 Chromosomen. Auch Strub zählte in Pollenmutterzellen von *P. viscosa* nie weniger als 32 Einheiten. Bei *P. integrifolia* schließlich gab Wanner die Zahl 2 n = 62 nur mit Vorbehalt an (bei Löve und Löve, 1961, wird versehentlich 2 n = 66 mitgeteilt). Bei dieser Art konnte ich wie bei den von Wanner untersuchten Bastarden nur höhere Zahlen beobachten. Insgesamt waren von den acht Arten und Bastarden, bei denen Wanner einheitlich die Chromosomenzahl 2 n = 62 beobachtete, in meinen Untersuchungen, bezogen auf die Basis 2 n = 62, über zwei Drittel der Exemplare hyperploid. Es erscheint mir darum wenig wahrscheinlich, daß Wanner bei allen Arten und Bastarden an Exemplare mit 2 n = 62 Chromosomen geriet.

Chiarugi fand bei *P. palinuri* 2 n = 44 Chromosomen und belegte seine Zählung durch drei klare Zeichnungen (Chiarugi, 1956). Die von mir untersuchten Exemplare aus den Kulturen des Botanischen Gartens München zeigten 2 n = 66 Chromosomen. Die meiotische Chromosomenpaarung verlief ohne Störungen. Zudem wies Casper (Spanowsky und Casper, 1959) an frischem Material vom einzigen, kleinen Areal der Art ebenfalls die Chromosomenzahl 2 n = 66 nach. Chiarugis Ergebnis an *P. palinuri* ist ebenso abweichend und unerklärlich wie seine Ergebnisse an den anderen Primulaceen, an *Vitaliana primulaeflora* Bertol. und *Androsace alpina* (L.) Lam. (Chiarugi, 1930).

c) Die Verteilung der Chromosomenzahlen auf die Arten und Subsektionen

Als einziger äußerte bisher Ernst (1922) den Verdacht, daß bei Aurikeln intraspezifische Aneuploidie auftrete. Bei allen breiter untersuchten Arten konnten jetzt verschiedene Chromosomenzahlen nachgewiesen

werden. Durch die Variabilität wird die Deutung der zytologischen Gegebenheiten erschwert.

In den Subsektionen *Cyanopsis*, *Athritica*, *Chamaecallis* und *Rhopsidium* wurde für alle Arten mit Ausnahme der hexaploiden *P. clusiana* die Zahl $2n = 66$ nachgewiesen. Höhere Werte konnten gelegentlich beobachtet werden, traten aber nur bei *P. minima* und vielleicht auch bei *P. integrifolia* in größerer Menge auf. Von den genauer untersuchten *P. minima*-Exemplaren zeigten acht 68 bis 73, fünf 67 und nur eines $2n = 66$ Chromosomen. Bei letzterem hatten 90% der Pollenkörner $n = 33$ Chromosomen; die Meiose verlief also für die bei den Aurikeln herrschenden Verhältnisse noch normal. Die höherchromosomigen Pflanzen waren fast alle stärker gestört. Da bisher, bezogen auf die Grundzahlen $2n = 66$ bzw. $2n = 62$, keine hypoploide Aurikel beobachtet wurde, und weil die Arten der verwandten Subsektionen *Arthritica* und *Cyanopsis* $2n = 66$ Chromosomen besitzen, kann angenommen werden, daß bei *P. minima* die Zahl der obligatorischen Chromosomen ebenfalls $2n = 66$ ist.

Bei *P. clusiana* gelang keine exakte Bestimmung. Nach der Grundzahl ihrer Subsektion wären $2n = 198$ $(= 6 \cdot 33)$ Chromosomen zu erwarten. Der Befund weist in diese Richtung.

In der Subsektion *Erythrodrosum* wurde die Chromosomenzahl $2n = 62$ für alle sechs Arten nachgewiesen; bei drei (fünf?) dieser Sippen konnten auch höhere Zahlen beobachtet werden. Aber fast immer — einzelne Populationen machen Ausnahmen — war die niedrigste Zahl gleichzeitig die häufigste: bei *P. daonensis* zeigte ein Drittel, bei *P. hirsuta* um die Hälfte und bei *P. villosa* etwa zwei Drittel der untersuchten Exemplare $2n = 62$ Chromosomen. Die zweithäufigste Zahl wurde nur mehr bei einem Viertel bis Fünftel der Pflanzen festgestellt. Zweifellos ist der Wert $2n = 62$ der ursprüngliche dieser Gruppe nahe verwandter Arten.

Die Subsektionen *Euauricula* und *Brevibracteatae* werden hier wegen der großen morphologischen Ähnlichkeit ihrer Vertreter zur Subsektion *Auricula* zusammengefaßt. Die Gruppe um *P. auricula* ist im Gegensatz zu den übrigen Subsektionen zytologisch nicht einheitlich. Bei *P. palinuri* wurde nur die Zahl $2n = 66$ festgestellt. An *P. viscosa* konnten Chromosomenzahlen von $2n = 64$ bis 67 beobachtet werden. Am häufigsten trat der Wert $2n = 64$ auf. Die von Wanner (1943) mitgeteilte Zahl $2n = 62$ bedarf einer Bestätigung, bevor sie als Grundzahl der Art anerkannt werden kann. Bei *P. auricula* und *P. carniolica* trat die Chromosomenzahl $2n = 62$ als die häufigere neben höheren auf. Für *P. marginata* wurde $2n$ zu 126 und 127 bestimmt. Ob die ursprüngliche Zahl der Art $2n = 126$ ist, bleibt fraglich, da unter den 127 Chromosomen des einen Exemplares zwei viel kleinere waren. Möglicherweise ist der ursprüngliche Wert doch $2n = 124$ $(= 4 \cdot 31)$.

Für die Sektion *Auricula* sind also die Chromosomenzahlen 2 n = 66 und 2 n = 62 bezeichnend. Die Zahl 2 n = 66 ist bei 9 von 14, bei einer deutlichen Mehrheit der Widmerschen Typen, verwirklicht — die Arten der Subsektionen *Arthritica* und *Erythrodrosum* werden von Widmer (1891) wegen ihrer nahen Verwandtschaft zu je einem Typ zusammengefaßt, während die übrigen auf Grund ihrer stärkeren morphologischen Eigenständigkeit als gesonderte Typen gelten.

Bei der Hälfte der Arten wurden Pflanzen mit erhöhten Zahlen gefunden. Intraspezifisch-interindividuelle Aneuploidie konnte dabei innerhalb von neun Populationen nachgewiesen werden.

Tabelle 2. Die Verteilung der Chromosomenzahlen auf die Subsektionen

Cyanopsis	(2 Arten)	n ≧ 33				
Arthritica	(3 Arten)	n ≧ 33				
	(1 Art)					n = zirka 99
Chamaecallis	(1 Art)	n ≧ 33				
Rhopsidium	(4 Arten)	n ≧ 33				
Auricula	(1 Art)	n ≧ 33				
	(1 Art)		n ≧ 32 ?			
	(2 Arten)			n ≧ 31		
	(1 Art)				n ≧ 63 ?	
Erythrodrosum	(6 Arten)			n ≧ 31		

C. Additive Chromosomen

Mit dem Epitheton „additiv" werden hier alle Chromosomen belegt, die über die des normalen Satzes hinaus vorliegen, gleichgültig, ob es sich um unveränderte, polysomisch vorliegende Normalchromosomen oder um deutlich anders strukturierte, sich mit obligatorischen Chromosomen nicht oder nicht mehr paarende, z. B. sogenannte B-Chromosomen handelt.

a) Das Verhalten der additiven Chromosomen der Aurikeln

Bei der *P. hirsuta*-Pflanze A 12 wurde in Pollenmutterzellen und Wurzelspitzen eine Chromosomenzahl von 2 n = zirka 67 (62 + 5 Additive) gefunden. In Wurzelspitzen wurden additive Chromosomen noch bei *P. villosa*, einer Erythrodrosumsippe von der Grigna Meridionale (Bergamasker Alpen), bei *P. glaucescens* und *P. integrifolia* nachgewiesen. Ein Sonderverhalten in somatischen Mitosen konnte nicht festgestellt werden.

Bei der Auswertung meiotischer Stadien von *P. hirsuta* A 12 und in geringerem Maße bei *P. hirsuta* A 3 entstanden große Deutungsschwierigkeiten, die vielleicht auf Störungen der Archesporitosen zurückzuführen sind. Auch bei anderen Pflanzen wurden vereinzelt Pollenmutterzellen mit abweichenden Chromosomenzahlen beobachtet. Ob vorwiegend

die additiven Chromosomen von den Verteilungsstörungen betroffen wurden, muß offen bleiben.

Lagen additive Chromosomen vor, so traten in der Regel nur die kleineren und kleinsten Chromosomen in der Meiose univalent auf. Bei sehr starken Größenunterschieden ließ sich aus der Verteilung der kleinsten Chromosomen auf die Pollenkörner schließen, daß diese nur in Einzahl vorhanden waren oder in der Anaphase I nicht immer getrennt wurden. Meist war es jedoch nicht möglich, die additiven Chromosomen auf Grund ihrer Kleinheit von den normalen zu unterscheiden.

In Pollenmutterzellen mit einem additiven Chromosom wurden nur selten Trivalente beobachtet. Freilich hing das Univalent oft wie an einem unsichtbaren Chiasmafaden über der Metaphase-I-Platte; doch lag es auch außerhalb dieser häufig dem einen Pol etwas genähert.

Bei *P. daonensis* G 10 mit einem additiven Chromosom war zwar in 7 von 27 Pollenmutterzellen das Univalent nicht isoliert, aber die Trivalente waren (wie sonst auch) von dreigliedrigen Bivalenten nicht mit Sicherheit zu unterscheiden. Da keine Pollenmutterzelle mit zwei Additiven beobachtet wurde und eine prämeiotische Eliminierung der Univalente nach den sonstigen Ergebnissen nicht anzunehmen ist, dürften in den fraglichen Zellen Trivalente vorgelegen sein. Meist, auch bei Exemplaren mit vielen additiven Chromosomen, traten Trivalente und trivalentverdächtige Konfigurationen nur selten, Tetravalente noch seltener auf.

Bei den sieben in Metaphase I ausführlicher untersuchten Pflanzen mit zwei additiven Chromosomen enthielten maximal 55% der Pollenmutterzellen Univalente. Vielfach war die Paarung so regelmäßig, daß in 90% der Pollenmutterzellen alle Chromosomen gepaart waren (vgl. z. B. Abb. 5 *h*) oder daß, bei zwei von vier weiteren Pflanzen, 90% der Pollenkörner n = 34 bzw. n = 32 Chromosomen zeigten. Teilweise paarten sich die additiven Chromosomen zwar, waren aber bereits in der Diakinese oder Metaphase I weit getrennt (Abb. 3 *c*). Bei den Pflanzen mit sieben oder acht additiven Chromosomen war immer in einem Teil der Pollenmutterzellen vollständige oder fast vollständige Syndese zu Bivalenten (Trivalenten) eingetreten (Abb. 3 *d*; 5 *n*; 7 *h*); in anderen Zellen waren alle oder fast alle additiven Chromosomen ungepaart geblieben (Abb. 5 *o*). Nur bei der Gartenaurikel Braodwell Gold war die Syndese regelmäßiger.

P. hirsuta A 24 mit zwei additiven Chromosomen zeigte in den Metaphasen I ihrer Pollenmutterzellen zwei deutlich verschieden große Chromosomen, die nur in 45% der Zellen miteinander gepaart und dann zum Teil in der Metaphase I schon weit getrennt waren. Auch bei *P. marginata* wurden unsymmetrische Bivalente beobachtet (Abb. 5 *b*; *c*). In einem Präparat von *P. marginata* G 31 waren in Metaphase I die beiden etwas

ungleich großen Fragmentchromosomen teils ungepaart, teils untereinander oder das größere mit dem sonst univalenten Chromosom normaler Länge gepaart (Abb. 5 *c*) bzw. diesem genähert (Abb. 5 *d*).

In zwei Anaphasen I aus Pollenmutterzellen der *P. auricula* G 82 o wurde je ein stark unsymmetrisches Bivalent (Trivalent?) beobachtet. In einer Metaphase I derselben Pflanze war das einzige Univalent bei sonst gleichen Chromosomengrößen etwa doppelt so groß wie in den übrigen Zellen. Sein Homologes war wohl mit dem sonst univalenten Additiven gepaart.

Bei den *P. auricula*-Pflanzen des Klons G 82 war das additive Chromosom in 95% der beobachteten Metaphase-I-Platten randständig: bei *P. auricula* G 99 dagegen reihte sich das Univalent in einem Präparat zwar deutlich bevorzugt am Plattenrand ein, in einem zweiten aber war es annähernd zufällig gelagert. Hier konnte sich möglicherweise eine gewisse Paarungstendenz auswirken.

Auch bei den Pflanzen mit mehreren additiven Chromosomen lagen die Univalenten und die kleinen Bivalente bevorzugt am Plattenrand, häufig alle auf einer Seite (Abb. 3 *d*; 5 *n*; *o*; 7 *h*).

In einem Präparat von *P. auricula* G 82 o waren die Univalente in 50% der Pollenmutterzellen deutlich über, in 11% dicht über den Metaphase-I-Platten eingereiht. Entsprechend hinkte das Univalent in 40% der Anaphasen — bei anderen Pflanzen war der Prozentsatz geringer — verschieden stark nach. In der Interkinese waren alle Chromosomen in die Kerne eingeschlossen. Zwergpollenkörner waren auch sonst im normalen Teilungsgeschehen selten. Der Verlauf der Anaphasen I und die Chromosomenverteilung auf die Pollenkörner zeigten an mehreren Pflanzen, daß doppelte Univalentenspaltung in Pollenmutterzellen in der Regel nicht eintritt.

b) Die überzähligen Chromosomen anderer Gattungen

Über Chromosomen, die in verschiedener Zahl neben denen des normalen Satzes auftreten, liegen zahlreiche Berichte vor. Einen besonderen Typ solcher Chromosomen bezeichnet man als überzählige (zusätzliche, akzessorische, supernumerary), wenn es sich um deutlich kleinere handelt, auch als B-(Fragment-)Chromosomen. Bei Primeln sind B-Chromosomen durch Bruun (1932) aus den Sektionen *Denticulata*, *Muscarioides* und *Nivales* bekannt geworden.

Die überzähligen Chromosomen werden durch wechselnde, mehr oder weniger stark ausgeprägte Merkmale von den normalen (obligatorischen, A-) Chromosomen unterschieden. Sie können stärker heterochromatisch als die normalen (Bosemark, 1957) und im Gegensatz zu den gewöhnlichen telozentrisch (Berger und Witkus, 1954) sein; sie können in Größe und Form den normalen Chromosomen gleichen (Hakansson,

1945; 1949; Lewis, 1951; Müntzing und Nygren, 1955) und können mehrmals kleiner sein als diese (Fröst, 1948; 1956). Ihr mitotisches Verhalten ist großenteils normal (Blackwood, 1956; Larsen, 1960; Reese, 1954); manchmal aber führen Störungen zu starker intraindividueller Aneuploidie (Bosemark, 1957, an Pollenmutterzellen von *Poa trivialis*), oder die überzähligen Chromosomen fehlen grundsätzlich im Wurzelbereich bzw. in den Sekundärwurzeln (Berger und Witkus, 1954; Milinkowic, 1957; Müntzing und Nygren, 1955). In einigen Fällen ist ein Sonderverhalten der überzähligen Chromosomen in Meiosen (Mooring, 1960; Rutishauser, 1956), in Pollenmitosen I (Bosemark, 1957) und Pollenmitosen II (Blackwood, 1956) festgestellt.

In der Regel schwankt die Zahl der zusätzlichen Chromosomen intraspezifisch-interindividuell, doch kann innerhalb einer Population eine gewisse Zahlenkonstanz eintreten (Cleland, 1951; Müntzing und Nygren, 1955). v. Witsch (1950) bezeichnet sogar die acht obligatorischen Zwergchromosomen im diploiden Satz der Gattung *Alectorolophus* als B-Chromosomen — solche Chromosomen können jedoch auf keinen Fall mehr überzählige genannt werden.

Sehr allgemein gilt, daß die überzähligen Chromosomen keine Paarungsaffinität zu den Chromosomen des normalen Satzes haben (Ehrendorfer, 1960/61; Müntzing, 1959). Doch ist Paarungsaffinität ein relatives Merkmal (vgl. unten): Es gibt hier wieder gewisse Übergänge. Kattermann (1932) berichtet von einer gelegentlichen Paarung zwischen Fragment- und Normalchromosomen bei Pflanzen der Linie 3 *e* eines *Triticum-Aegilops*-Bastardes. Lewis (nach Mooring, 1960) beschreibt bei *Clarkia unguiculata* ein tertiäres Trisom, bei dem nur noch in 12% der Pollenmutterzellen ein Trivalent vorlag. Weitere Strukturänderungen hätten wohl die Syndese völlig verhindert.

Die starke Variabilität der überzähligen und die vielfältigen Übergänge zu normalen Chromosomen — entsprechend der meist angenommenen Abstammung von Normalchromosomen — erweisen eine exakte Definition als künstlich und nicht immer zutreffend. Auch wenn in den aufgeführten Fällen eine Unterscheidung Normalchromosomen — überzählige Chromosomen meist ohne Schwierigkeiten möglich ist, so wird sie doch bei den Aurikeln problematisch. Darum wurde hier der umfangreichere Begriff des additiven Chromosoms eingeführt.

c) Zur Natur der additiven Chromosomen der Aurikeln

Für die Hälfte der Aurikelarten ist interindividuelle Aneuploidie nachgewiesen. Die additiven Chromosomen sind nur teilweise morphologisch von den obligatorischen zu unterscheiden.

Das Auftreten von additiven Chromosomen bei Arten mit n = 33 Chromosomen [*P. glaucescens*(?), *P. glutinosa*, *P. integrifolia*, *P. minima*]

und die Häufigkeit der Grundzahl n = 31 sprechen dagegen, daß die additiven Chromosomen die Reste des bei der Reduktion der Grundzahl von 33 auf 31 überflüssig gewordenen 32. und 33. Chromosomenpaares sind. Die Verbreitung der Basis n = 31 setzt wohl eine Stabilisierung dieser Zahl vor der Entwicklung ihrer heutigen Vertreter voraus.

Viel näherliegend und sicher auch zutreffend ist die Annahme, daß die additiven Chromosomen von den bei Aurikeln häufigen hyperploiden Pollenkörnern (und Eizellen?), also von Meiosestörungen ihren Ausgang nehmen. Meiosestörungen sind besonders nach Bastardierung zu erwarten. Beim Gartenmaterial von fertilen Hybriden — es dürfte sich ausnahmslos um Folgegenerationen handeln — fanden sich entsprechend nur Pflanzen mit erhöhten Zahlen. Der Erwerb von Chromosomen über die normale Zahl hinaus kann die Fertilität von Hybriden steigern: in der F_1 partnerlose Chromosomen erhalten Homologe: letale Kombinationen unvollständiger Genome werden seltener.

Zur Erklärung der intraspezifischen Aneuploidie genügen die Meiosestörungen der reinen Arten. Gegen eine Ableitung der Additiven durch Chromosomen-Introgression (vgl. Vasek, 1958) sprechen morphologische Gründe.

Eine Erhöhung der Zahl — Hypoploide sind anscheinend nicht lebens- und konkurrenzfähig — erfolgt bis zu einem Gleichgewichtszustand. Bei der *P. minima*-Population vom Patscherkofel treffen im Durchschnitt etwa zwei additive Chromosomen auf ein Exemplar. Die Häufigkeit der festgestellten Zahlen entspricht annähernd einer zufälligen Verteilung.

Die Pflanzen der stark aneuploiden *P. hirsuta*-Population von Avegno sind nach den bisherigen Beobachtungen morphologisch sehr einheitlich. Man darf daraus aber nicht ohne weiteres folgern, daß inerte, überzählige Chromosomen vorliegen; auch bei Gartenhyazinthen hat Polysomie einen geringen phänischen Effekt. Bei *P. minima* bleibt ein Zusammenhang zwischen den additiven Chromosomen und der Breite der Kronabschnitte zu prüfen.

Bei den hyperdiploiden Aurikeln treten nur selten Multivalente auf. Daraus darf man aber nicht ohne weiteres auf fehlende Homologie zwischen obligatorischen und additiven Chromosomen schließen. Bei Polyploiden und sicher auch bei Polysomen kann die Multivalentfrequenz trotz ausreichender Chiasmenzahl weitgehend reduziert sein, wie das Beispiel von *P.* × *kewensis* (Upcott, 1940) zeigt (ähnliche Fälle bei: Ehrendorfer, 1959 b; Fagerlind, 1937; Linnert, 1950 a, b; 1961; Schneider, 1958). Inwieweit bei autopolyploiden und polysomen Aurikeln Multivalentbildung eintritt, ist unbekannt; die meiotisch untersuchten Allo?-Triploiden haben jedenfalls eine sehr geringe Trivalentfrequenz. Der hohe Prozentsatz aneuploider Pollenkörner läßt polysome

Pflanzen erwarten, doch muß deren Lebens- und Konkurrenzfähigkeit erst geprüft werden.

Wenn durch das normale Syndeseverhalten weder starke strukturelle Differenzierung noch weitgehende Homologie zwischen obligatorischen und additiven Chromosomen bewiesen werden kann, so zeigen doch gewisse Beobachtungen Ähnlichkeiten und Unterschiede auf. Für Homologie sprechen Multivalente und Austauschbarkeit der Partner (vgl. Abschnitt III a). Differenzierung wird bewiesen durch mangelhafte Paarungsaffinität und deutliche Größenunterschiede zwischen den Homologen (vgl. Abschnitt III a).

Aufschlußreich ist das Paarungsverhalten der Additiven untereinander. Bei allen sieben in Metaphase I untersuchten Pflanzen mit zwei additiven Chromosomen — es handelt sich um Exemplare von *P. auricula* (R 6; b 1), *P. hirsuta* (A 16; A 20; A 24) und *P. minima* (P 373; P 409) — waren in wenigstens 45% der Pollenmutterzellen alle Chromosomen gepaart, in höchstens 55% der Metaphasen I lagen je zwei Univalente vor. Die fünf *P. hirsuta*- und *P. minima*-Exemplare stammen dabei aus Populationen, in denen Pflanzen mit fünf und mehr additiven Chromosomen auftreten. Bei *P. hirsuta* A 3 mit $2\,n = 62 + 5$ und bei *P. minima* P 527 mit $2\,n = 66 + 7$ Chromosomen aus diesen Populationen wurden Metaphasen I angetroffen. Hier lagen in einem Teil der Pollenmutterzellen lauter Bivalente und ein Univalent (Trivalent ?) vor, in einem anderen Teil waren entsprechend der Zahl der Additiven 5 bzw. 7 Chromosomen ungepaart geblieben (vgl. Abb. 3 *d*, *e*; 5 *n*, *o*). Die teilweise reduzierte Homologie und der in einem Fall (*P. hirsuta* A 24) deutliche Größenunterschied der Partner zeigen, daß die Verhältnisse nicht durch non-disjunction in der haploiden Phase zustande gekommen sind.

Da bei der Paarung „Inhomologer" (McClintock, 1933; Rieger, 1957) stärkere Unregelmäßigkeiten zu erwarten sind, wird die Sachlage am besten wie folgt gedeutet: Die additiven Chromosomen leiten sich bei den untersuchten Arten von einem oder ganz wenigen störungsanfälligen Homologenpaaren des obligatorischen Satzes ab — bei den Euploiden wurden nur relativ selten mehrfach trisome Pollenkörner beobachtet —, oder sie stammen von einem oder wenigen Chromosomenpaaren ab, die polysom ertragen werden. Eine Multivalentbildung wird wie bei anderen Arten und Gattungen durch Syndesesteuerung verhindert. Strukturumbauten an den additiven Chromosomen bedingen eine fortlaufende Differenzierung, die zu einer Abnahme der Paarungsaffinität führt.

Vorerst kann also noch nicht entschieden werden, inwieweit die additiven Chromosomen bei den Aurikeln unveränderte Normalchromosomen darstellen oder als überzählige Chromosomen im üblichen Sinn aufgefaßt werden können. Sicher erfolgt aber im Bereich der Aurikeln eine Ent-

wicklung, die zu kleinen, strukturell differenzierten Chromosomen führt, zu Chromosomen, die sich unter Umständen mit den ursprünglichen Homologen nicht mehr paaren und dann als typische B-Chromosomen gelten können.

IV. Phylogenetische Überlegungen

A. Zur Herkunft der Sektion *Auricula*

Bei den Primeln der Sektionen *Floribundae*, *Auricula*, *Parryi*, *Cuneifolia* und mehr oder weniger auch bei den Arten der Sektion *Amethystina* sind die Blattränder in der Knospe nicht nach außen-unten umgerollt. Die genannten Sektionen werden darum, zur Gruppe der *Involutae* zusammengefaßt, den *Revolutae* gegenübergestellt.

Von den *Involutae* kommt einzig die südwestasiatisch-nordostafrikanische Sektion *Floribundae* den Aurikeln geographisch nahe. Aber gerade diese Sektion hat im Gegensatz zu den übrigen die Grundzahl $x = 9$. Auf Grund der Wannerschen Hypothese wurde *P. palinuri* mit den *Floribundae* verglichen. Sie hat aber außer der abgeleiteten gelben Blütenfarbe, den zum Teil blattartigen, sekundär verbreiterten Brakteen und der involuten Knospenlage der Blätter kaum Merkmale mit den *Floribundae* gemeinsam. Bastarde zwischen Arten der Sektionen *Auricula* und *Floribundae* konnten nicht erzielt werden (Wanner, 1943). Auch zeigt sich jetzt, daß *P. palinuri* keineswegs eine primitive, den Stammformen besonders ähnliche Aurikel ist (vgl. unten).

Die glockenblütigen Arten der Sektion *Amethystina* sind auf den Osthimalaya, Südosttibet, Südwestchina und das nördliche Birma beschränkt. Smith (1933) reiht die Sektion im Anschluß an Bruun in die Verwandtschaft der *Nivales* ein.

Arten der Sektion *Parryi* und *Cuneifolia* ähneln nach Smith und Fletcher (1942/49) verschiedenen *Auricula*-Sippen. Die beiden Autoren sprechen sich für eine Verwandtschaft der drei Sektionen aus (Smith, 1933; Smith und Fletcher, 1942/49). Nach den Angaben von Widmer (1891) und Macleod (1943) ist bei ihren Vertretern die Zahl der Stomata auf der Blattunterseite reduziert. *P. ellisiae* Poll. et Cock. aus der Sektion *Parryi* wurde mit *P. hortensis* aus der Sektion *Auricula* gekreuzt; leider berichten Smith und Fletcher (1942/49) nichts über den Erfolg.

Die tetraploiden, kleinchromosomigen, nordamerikanischen Arten der Sektion *Parryi* werden erst seit Bruun (1932) und Smith (1933) von den meist diploiden, größerchromosomigen, revoluten *Nivales* getrennt. Sehr wahrscheinlich gehört die Sektion *Parryi* wie ihre ostasiatisch-nordamerikanische Schwestersektion *Cuneifolia* und die Sektion *Amethystina* in die Verwandtschaft der *Nivales*.

Pax (1888) schließt auch die Aurikeln an diese Sektion an. Er ist sicherlich durch den stark an *Nivales*-Arten erinnernden Habitus von

P. deorum dazu veranlaßt worden. Es zeigt sich nun (vgl. unten), daß gerade *P. deorum* als die ursprünglichste Art der Sektion *Auricula* aufgefaßt werden darf.

Die bisherigen zytologischen Befunde sprachen allerdings gegen die Paxsche Auffassung. Nach Zählungen an Arten der Sektionen *Auricula* und *Floribundae* (Bruun, 1932) war den beiden Gruppen die Grundzahl $x = 9$ gemeinsam. Bruun (l. c.) nahm an, daß diese zwei damals allein bekannten *Involutae*-Sektionen bereits vor der Stabilisierung der verbreitetsten *Primula*-Grundzahl, $x = 11$, eigenständig wurden.

Wanner (1943) fand die Basis $x = 9$ bei den Aurikeln nicht verwirklicht. Die von ihm erstmals nachgewiesene Chromosomenzahl $n = 31$ veranlaßte ihn, eine allopolyploide Entstehung ($22 + 9 = 31$) der Sektion aus Stammarten mit den Grundzahlen $x = 11$ bzw. $x = 9$ anzunehmen. Als Ausgangssippen mit der Basis $x = 11$ konnte er nach Chiarugis Zählung *P. palinuri* oder verwandte Arten in Anspruch nehmen — die Sektion *Primula* ist sicher nicht unmittelbar mit den Aurikeln verwandt. Die Stammsippe mit der Grundzahl $x = 9$ suchte Wanner unter den *Floribundae* und entsprechenden *Farinosae*, in Gruppen, die nur geringe morphologische Ähnlichkeit mit den Aurikeln haben.

Die neuen Ergebnisse an den Aurikeln erlauben (vgl. unten), die Chromosomenzahl $n = 31$ von der Zahl $n = 33$ abzuleiten. Einer Einreihung der Sektion *Auricula* in die Verwandtschaft der *Nivales* (Pax, 1888) und der ostasiatisch-nordamerikanischen *Involutae* (Smith, 1933; Smith und Flecher, 1942/49) stehen jetzt keine zytologischen Gründe mehr entgegen; allen Gruppen ist die Grundzahl $x = 11$ gemeinsam. Die fast durchweg diploiden Arten der Sektionen *Nivales* (westlich bis Armenien und bis zum Kaukasus) und *Amethystina* bewohnen das Zentrum des Gattungsareales, die mit bisher einer Ausnahme polyploiden Arten der Sektionen *Parryi*, *Cuneifolia* und *Auricula* die östliche bzw. westliche Randzone. Die Sektion *Auricula* bildet den westlichen Ast der *Nivales-Parryi*-Gruppe; ihre Arten sind im Gegensatz zu den diploiden und tetraploiden Verwandten (hypo-)hexaploid und poly-(hypo-)hexaploid.

B. Zur Entwicklung der Sektion *Auricula*

Die Vorfahren der Aurikeln wanderten aus dem ostasiatischen Verbreitungszentrum der Primeln als Vertreter des arktotertiären Stammes der Alpenflora (Diels, 1910) in das heutige Sektionsareal ein. Ihr Weg ging über den Balkan (Gams, 1933 a). Nach Engler (1906), Diels (1910), Braun-Blanquet (1923/24), Gams (1936), Wanner (1943) und Scharfetter (1953) trafen sie spätestens im Altpleistozän in Mitteleuropa ein.

Wenn die Aurikeln von Osten kommend in die Alpen eingewandert sind, ist ein Ost-West-Gefälle ihrer Merkmale zu erwarten. Eine Zusammen-

stellung der wichtigsten morphologischen und zytologischen Eigenschaften (Tabelle 3) zeigt entsprechende Zusammenhänge.

Tabelle 3

	Blattdrüsen eingesenkt	Brakteen krautig, spitz, groß	Kelche lang	Ohne Flavonstaub und gefärbte Drüsen	Blattdrüsen sehr kurz gestielt	Blätter glänzend, lederig	Blätter knorpelrandig	Drüsenhaare im Kronschlund sehr kurz	Spaltöffnungen nur auf der Blattoberseite	Blütenstand langgestielt, reichblütig	Blüten violett oder rot	Zahl der östlichen morphologischen Merkmale	Chromosomenzahl $x=33$	Östlich verbreitet
Subsektion *Cyanopsis*														
P. deorum	+	+	±	+	+	+	+	+	+	+	+	10,5	+	+
P. glutinosa	+	±	+	+	+	±	±	±	+	±	+	8,5	+	+
Subsektion *Arthritica*														
P. spectabilis	+	+	+	+	+	+	+	+	+	±	+	10,5	+	+
P. glaucescens	—	+	+	+	+	+	+	+	+	±	+	9,5	+	+
P. wulfeniana	—	+	+	+	±	+	+	+	+	—	+	8,5	+	+
P. clusiana	—	+	+	+	—	+	+	±	+	—	+	7,5	+	+
Subsektion *Chamaecallis*														
P. minima	—	+	+	+	+	+	±	—	+	—	+	7,5	+	+
Subsektion *Rhopsidium*														
P. kitaibeliana	—	+	+	+	—	—	—	—	+	—	+	5	+	+
P. integrifolia	—	+	+	+	—	±	—	—	+	—	+	5,5	+	—
P. tyrolensis	—	+	±	+	—	±	±	—	+	—	+	5,5	+	+
P. allionii	—	—	—	+	—	—	—	—	±	—	+	2,5	+	—
Subsektion *Auricula*														
P. palinuri	—	+	±	—	—	±	±	+	—	+	—	4,5	+	
P. carniolica	—	—	—	—	±	±	+	+	—	±	+	4,5	—	+
P. marginata	—	—	—	—	+	—	—	+	—	+	+	4	—	—
P. auricula	—	—	—	—	—	—	+	+	—	+	—	3	—	±
P. viscosa	—	—	—	—	—	—	—	±	—	+	+	2,5	—	—
Subsektion *Erythrodrosum*														
P. pedemontana	—	—	—	—	—	—	—	±	±	+	+	3	—	—
P. apennina	—	—	—	—	—	—	—	?	—	+	+	2	—	—
P. daonensis	—	—	—	—	—	—	—	—	±	+	+	2,5	—	+
P. cottia	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	2	—	—
P. villosa	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	2	—	+
P. hirsuta	—	—	—	—	—	—	—	—	±	+	+	2,5	—	—

Von den zwölf Arten mit $x = 33$ Chromosomen haben allein *P. integrifolia*, *P. allionii* und *P. palinuri* kein östliches Areal; von den zehn Arten mit $x = 31$ (32) Chromosomen sind nur *P. carniolica*, *P. villosa*, *P. daonensis* und mehr oder weniger auch *P. auricula* stärker östlich verbreitet. Wanner (1943) und Chiarugi (1956) bezeichneten zwar die Zahl n = 22 als typisch für die Subsektion *Palaeoauricula* (nur *P. pali-*

nuri) und die Zahl n = 31 als typisch für die Subsektion *Neoauricula* (übrige Arten); die Wannersche Theorie von der allopolyploiden Natur der Zahl n = 31 wurde jedoch auf Grund heute fraglicher Voraussetzungen entwickelt (vgl. S. 80 und 89). Die Ableitung der bei den meisten Aurikeltypen (vgl. S. 82) vertretenen Chromosomenzahl $x = 33$ von der Wannerschen Basis $x = 31$ ist so schwerlich zu begründen. Vielmehr ist die Chromosomenzahl n = 33 als ganzes Vielfaches der bei weitem häufigsten *Primula*-Grundzahl $x = 11$ mit großer Wahrscheinlichkeit primitiver als die Basiszahl $x = 31$, die eine Primzahl ist. Dem entspricht, daß im zuerst besiedelten Osten neun von dreizehn, im später besiedelten Westen nur zwei von acht Arten $x = 33$ Chromosomen haben.

Die sicher abgeleitete rote Färbung der Drüsenköpfe tritt ausschließlich in der westlichen Subsektion *Erythrodrosum* auf, deren Arten alle durch die auch nach obigen Überlegungen sekundäre Chromosomenzahl n = 31 ausgezeichnet sind. Das sehr wahrscheinlich primitive Merkmal ansehnlicher, lanzettlicher, krautiger Brakteen ist ausschließlich mit der ursprünglichen Chromosomenzahl n = 33 korreliert. Insgesamt sind lederige, knorpelrandige Blätter, große, krautige Brakteen, lange Kelche, kurzstielige farblose, flavonstaubfreie Drüsenhaare vorwiegend im zuerst besiedelten Osten des Sektionsareals verwirklicht. Gleichzeitig treten diese morphologischen Eigenschaften in erster Linie bei Arten mit der primitiven Chromosomenzahl n = 33 auf: sie dürfen darum aus chorologischen und zytologischen Gründen als ursprüngliche Merkmale gelten.

Das gut ausgebildete Merkmalsgefälle scheint einen gewissen Anhalt für Aussagen über die Entwicklung der Sektion und ihrer Subsektionen zu bieten:

Vergleicht man die Verbreitungsschwerpunkte der einzelnen Subsektionen, so ist eine deutliche Verlagerung nach Westen in der Reihenfolge *Cyanopsis* (eine Art im Balkangebirge, die zweite im Ostteil der Alpen und in Mittelbosnien: vgl. Degen, 1937), *Arthritica-Chamaecallis* (fünf Arten im Ostteil der Alpen, zwei davon mit Teilarealen im Balkan, eine auch im Riesengebirge), *Rhopsidium* (eine Art im Dinarischen Gebirge, drei Arten in den Alpen, davon eine auch in den Pyrenäen), *Erythrodrosum* (eine Art im Toskanischen Apennin, fünf Sippen in den Alpen, eine mit einem Teilareal in den Pyrenäen) festzustellen. Die Subsektion *Auricula* (eine Art in Süditalien, vier Arten in den Alpen, zwei mit Teilarealen in den Pyrenäen bzw. im Balkan, im nördlichen Alpenvorland und im Apennin) ist wohl vor oder nach *Rhopsidium* einzufügen. Die Zahl der primitiven Merkmale der Subsektionen nimmt in der beschriebenen Sequenz ab (vgl. Tabelle 3). Die Reihenfolge dürfte den Entwicklungsverlauf weitgehend widerspiegeln.

In der Subsektion *Cyanopsis* ist die im Rilogebirge endemische *P. deorum* deutlich primitiver als die ostalpin-bosnische *P. glutinosa*. Die

beiden Arten sind stark differenzierte Zweige des wohl ältesten Astes der Sektion. Ihre nächsten Verwandten sind die Arten der Subsektionen *Arthritica* und *Chamaecallis*.

P. minima ist trotz ihrer östlichen Verbreitung ohne Zweifel die am stärksten reduzierte und abgeleitete Form dieser zweiten Gruppe. Die starke Zähnung und die geringe Größe der Blätter sind in Tabelle 3 nicht aufgeführte abgeleitete Merkmale. Wegen ihrer morphologischen Isolierung wird *P. minima* in eine eigene Subsektion *Chamaecallis* gestellt.

Die Bastarde zwischen *P. minima* und den *Arthritica*-Arten gelten als steril (Widmer, 1891; Pax, 1905; Lüdi, 1926); nur bei Farrer (1913, S. 119) und bei Smith und Fletcher (1942/49) wird von einem fertilen *P. minima* × *P. clusiana*-Bastard ($2n = 33 + 99$!) berichtet. Die Angaben bedürfen einer Nachprüfung. Ob die große Fruchtbarkeit des Bastardes von *P. minima* mit *P. glutinosa* als Zeichen besonders enger Verwandtschaft gelten kann, ist fraglich, da bisweilen gerade die nächstverwandten Arten durch Sterilitätsbarrieren getrennt sind (Gajewsky, 1954).

Die Arten der altertümlichen, östlichen Subsektion *Arthritica* sind untereinander sehr ähnlich. *P. clusiana*, neben der jungen *P. auricula* die einzige Aurikelart der nordöstlichen Kalkalpen, erweist sich durch ihre verlängerten Haare, die geringe Blütenzahl und den hohen Polyploidiegrad als abgeleitet. Die südöstliche *P. wulfeniana* ist ebenfalls armblütig; ihre Haare sind weniger stark verlängert als die von *P. clusiana*. Bei der mehrblütigen *P. glaucescens* der Bergamasker Alpen sind die Drüsenhaare auch vom Blattrand verschwunden. *P. spectabilis* trägt im Gegensatz zu den übrigen Sippen ihrer Subsektion auch auf der Blattfläche Drüsenhaare, die zudem wie bei den Arten der Subsektion *Cyanopsis* in kleinen Vertiefungen stehen. Da *P. spectabilis* auch noch die reichstblütige *Arthritica*-Art ist, und weil ihr Areal innerhalb der Subsektion eine mehr oder weniger zentrale Lage einnimmt, darf sie wohl trotz ihrer breiten Blätter als die ursprünglichste Sippe der *Arthritica*-Gruppe bezeichnet werden.

P. kitaibeliana und *P. integrifolia* aus der Subsektion *Rhopsidium* erinnern habituell stark an die Subsektion *Arthritica*; hier wurden die beiden Arten auch von Nyman (1881) und Pax (1888) eingereiht. Durch mehrere Eigenschaften, besonders die weichen Blätter und die langen Drüsenhaare, erweisen sie sich aber als viel stärker abgeleitet und deutlich von den *Arthriticae* getrennt. Die reliktische *P. allionii* hat die westlichste Ostgrenze unter den Arten der Subsektion *Rhopsidium*. An primitiven Merkmalen zeigt sie flavonstaub- und farbfreie Drüsenhaare, rote Blütenfarbe und öfters noch Mehrblütigkeit. Durch das Fehlen der Knorpelzähne und des Doldenschaftes, durch die kleinen, abgerundeten, häutigen Brakteen und die längeren Drüsenhaare ist sie gegen-

über der ostalpinen *P. tyrolensis* stark abgeleitet; in mehreren Merkmalen kommt sie den Arten der Subsektion *Erythrodrosum* nahe (Pax, 1888; Widmer, 1891, S. 27). Die Blattform von *P. kitaibeliana* und *P. integrifolia*, die langen Drüsenhaare der gleichen Arten und von *P. allionii* haben wohl Gams (1933 b) dazu veranlaßt, die Subsektion *Rhopsidium* von Bastarden zwischen Sippen der Subsektionen *Arthritica* und *Erythrodrosum* abzuleiten. Einer solchen Hypothese steht aber entgegen, daß die Rhopsidien einheitlich die ursprüngliche Chromosomenzahl aufweisen. Sie sind weder allopolyploid noch haben sie abweichende Grundzahlen, wie sie bei Hybridisierung verschiedenzahliger und dazu wenig verwandter Sippen zu erwarten sind. Wenn Parallelen bestehen, dann deshalb, weil die Subsektionen letztlich von der gleichen Ausgangssippe abstammen und damit mehr oder weniger gleichgerichtete Entwicklungstendenzen geerbt haben. Die nächsten Verwandten der Rhopsidien sind die Arten der Subsektionen *Arthritica* und *Chamaecallis*.

Den folgenden Gruppen, den Sektionen *Auricula* und *Erythrodrosum*, sind Arten mit n = 31 Chromosomen gemeinsam. Wenn beim Bastard *P. auricula* (n = 31; Subsektion *Auricula*) × *P. hirsuta* (n = 31; Subsektion *Erythrodrosum*) die Syndese praktisch ungestört verläuft (Wanner, 1943), setzt dies eine weitgehende Homologie der Genome voraus. Bei *P. auricula* × *P. viscosa* (n = 32?; Subsektion *Auricula*) und besonders bei *P. integrifolia* (n = 33; Subsektion *Rhopsidium*) × *P. viscosa* können dagegen die stärkeren Störungen (Wanner, 1943) als Anzeichen größerer Strukturunterschiede im Chromosomensatz gedeutet werden. Auf jeden Fall dürfen die Subsektionen *Auricula* und *Erythrodrosum* aus morphologischen Gründen als nah verwandt gelten: *P. viscosa* aus der Subsektion *Auricula* wird von verschiedenen Autoren, entgegen Widmer (1891, S. 42f.), zur Subsektion *Erythrodrosum* gestellt.

Da eine Reduktion der Chromosomenzahl auf divergenten Entwicklungslinien kaum in jedem Fall zum gleichen Ergebnis geführt hätte, und weil die Subsektionen *Auricula* und *Erythrodrosum* nächstverwandt sind, darf man wohl annehmen, daß sich die Sippen mit $x = 31$ Chromosomen aus einer gemeinsamen Basis herausdifferenziert haben. Die Verminderung der Chromosomenzahl mag durch Eliminierung nach Translokationsvorgängen unwichtig gewordener Chromosomen erfolgt sein. Hinter den beiden großen Chromosomenpaaren von *P. carniolica* G 10 (vgl. Abb. 1 *i*) kann man, wenn sie sich als artspezifisch erweisen sollten, die Empfänger der genetisch wichtigen Teile der beiden eliminierten Paare vermuten.

Die Subsektion *Auricula* (vgl. S. 81) umfaßt fünf gut geschiedene Arten, die durch flavonabsondernde Drüsenhaare gekennzeichnet sind. Die gelbblühende, süditalienische *P. palinuri* hat noch die ursprüngliche Chromosomenzahl. Die stark westliche *P. viscosa* besitzt möglicherweise

als einzige Art der Sektion die Grundzahl $n = 32$ und könnte so zu den Sippen mit $n = 31$ Chromosomen überleiten. *P. viscosa* hat mit *P. deorum* und *P. glutinosa* aus der primitiven Subsektion *Cyanopsis* die violetten Blüten gemeinsam; ihre Blätter duften wie das Laub von *P. palinuri* und die Blütenschäfte von *P. deorum* stark. Die meisten Merkmale der Tabelle 3 weisen *P. viscosa* jedoch als abgeleitet aus. Die östliche, reliktische *P. carniolica* hat nur noch $n = 31$ Chromosomen. Ihre Blätter sind stark verkahlt und meist ganzrandig. Die weitverbreitete *P. auricula* mit ebenfalls $n = 31$ Chromosomen ist sehr veränderlich. Ihre f. *monacensis* erwies sich nicht als polyploid (vgl. Gams, 1936). Die gelbe Blütenfarbe darf entgegen Scharfetter (1953) als abgeleitet gelten, weil in den Randzonen des Gattungsareals ein doppelt so hoher Prozentsatz der Primelarten gelb blüht wie im Verbreitungszentrum, und weil die östlichen Aurikelarten mit der Chromosomenzahl $n = 33$ alle rote oder violette Kronen tragen. Bei der tetraploiden *P. marginata* der Meeralpen darf die scharfe Blattzähnung als abgeleitet gelten. Die Erhöhung der Chromosomenzahl in einem Gebiet, das größtenteils eisfrei blieb, in dem sich nach Braun-Blanquet (1923/24) die tertiäre Flora besonders gut erhalten konnte, mag verwundern; doch erfolgt an Arealgrenzen gerne eine Erhöhung der Chromosomenzahl. Nicht ganz ausgeschlossen ist eine allopolyploide Entstehung der Art aus *P. viscosa* und *P. auricula* — auch manche *P. auricula*-Formen haben scharfgezähnte oder weißberandete Blätter. Da die fünf Arten der Subsektion *Auricula* ursprüngliche und abgeleitete Eigenschaften in wechselnder Kombination verwirklichen, ohne daß ein Gefälle der Merkmale deutlich würde, kann nur festgestellt werden, daß sich die einzelnen Typen weitgehend unabhängig entwickelten. Das gilt in besonderem Maß für die süditalienische *P. palinuri*.

In der am stärksten abgeleiteten Gruppe, in der Subsektion *Erythrodrosum*, werden zur Zeit sechs wenig differenzierte Arten unterschieden. Lüdi (1926) und Scharfetter (1953) nehmen an, daß sich die Subsektion aus der variierenden *P. hirsuta* herausentwickelt hat. Merxmüller (1958) dagegen vermutet in *P. hirsuta* eine hybridogene Sippe, die zwischen *P. viscosa* (Subsektion *Auricula*) und einer der reliktischen *Erythrodrosum*-Arten steht; er hält *P. hirsuta* also für abgeleitet. Bei den reliktischen Arten nimmt die Länge der Drüsenhaare von Westen nach Osten deutlich zu: *P. apennina* und *P. pedemontana* haben sehr kurze, *P. daonensis* aus dem Ortlergebiet trägt schon etwas längere, die ostalpine *P. villosa* schließlich bei weitem die längsten Drüsenhaare. Wenn man bei den Erythrodrosen das hier fast allein greifbare Merkmal der Haarlänge im gleichen Sinn wie bei den anderen Subsektionen deuten darf, dann sind die westlichen Sippen, *P. pedemontana* und *P. apennina*, ursprünglicher als die östlichen Arten, *P.*

daonensis und besonders *P. villosa*. Scharfetter (1953) hält *P. villosa* für die jüngste Form ihrer Subsektion und nimmt, aber wohl zu Unrecht, postglaziale Einwanderung in die Ostalpen an. *P. hirsuta* unterscheidet sich von den übrigen Erythrodrosen durch die helleren Drüsenhaare und die kürzeren Blütenschäfte. Es ist sehr unwahrscheinlich, daß sich aus ihr fünf Arten herausentwickelten, die alle dunklere Drüsen und längere Blütenschäfte tragen, Arten, die zudem den glazial weniger beeinflußten Süd- und Ostrand der Alpen bewohnen. Unter der obigen Voraussetzung wird *P. hirsuta* auch durch die langen Drüsenhaare als abgeleitet ausgewiesen. Auf Grund ihrer weiten Verbreitung in den ehemals stark vereisten Zentralalpen muß *P. hirsuta* als die jugendlichste Sippe ihrer Subsektion bezeichnet werden.

P. hirsuta bildet mit *P. auricula*, nach Widmer (1891) und Pax (1905) auch mit *P. viscosa* (vgl. dagegen: Lüdi, 1926), fruchtbare Bastarde, so daß Merkmalsintrogression nicht ausgeschlossen ist. Inwieweit die hellere Blütenfarbe mancher *P. viscosa*-Populationen auf Hybridisierung mit *P. hirsuta* zurückgeführt werden kann, bleibt zu prüfen. Nach Handel-Mazzetti (1952) und Karl (1950) wächst *P. pubescens* in den Lechtaler Kalkalpen an mehreren Stellen vereinzelt unter *P. auricula*, ohne daß *P. hirsuta*-Standorte in der Umgebung bekannt wären (vgl. dagegen Widmer, 1891, S. 33). Hybridisierung dürfte auch in den Überlappungszonen der Areale verschiedener *Erythrodrosum*-Sippen eine größere Rolle gespielt haben. Ruffier-Lanche (briefl.) hält *P. cottia* für eine hybridogene Sippe, die zwischen *P. pedemontana* und *P. hirsuta* vermittelt. Im Val Seriana in den Bergamasker Alpen treten nach Widmer (1891) Hybridschwärme auf, die alle Übergangsformen zwischen *P. daonensis* und *P. hirsuta* umfassen. Auch auf den Kalken der Grigna Meridionale wachsen *hirsuta*-ähnliche Formen mit einzelnen *daonensis*-Merkmalen. Sie sind wie *P. daonensis* var. *judicariae* Widmer (1891) merkwürdigerweise nicht an saures Substrat gebunden (vgl. auch Dübi, 1952/53). Im oberen Val Bavona im Tessin sind Zwischenformen festgestellt, die die gewöhnliche *P. hirsuta* mit der kurzdrüsigen Form des unteren Val Maggia verbinden.

Nach der Auffassung Chiarugis (1956) ist die süditalienische *P. palinuri* ein paläoäquatoriales Element, das im Eozän einwanderte und während der alpinen Gebirgsbildung entsprechend der Wanner-schen Theorie als eine der Stammformen der Subsektion *Neoauricula* fungierte. Auf einer solchen Basis ist jedoch das bestehende Ost-West-Gefälle der Merkmale schwerlich zu verstehen.

Gams (1933 b) und Scharfetter (1953) nehmen an, daß *P. auricula*, *P. minima*, *P. wulfeniana* und *P. glutinosa* in den Balkanländern aus asiatischen Vorfahren entstanden, in die Ostalpen einwanderten und dort zahlreichen neuen Taxa Ursprung gaben. Aber diese weitverbreiteten

Aurikeln sind nicht die ältesten und primitivsten. *P. minima*, *P. glutinosa* und *P. auricula* sind zu stark abgeleitet und morphologisch zu sehr isoliert, um als Stammarten in Anspruch genommen werden zu können. Das gleiche gilt für *P. kitaibeliana*. Nur *P. wulfeniana* ssp. *baumgarteniana* ist eine altertümliche Sippe, die aber, soweit nach der Beschreibung beurteilt werden kann, nicht primitiver als *P. wulfeniana* ist. Von den südöstlichen Arten hat neben *P. wulfeniana* ssp. *baumgarteniana* nur die reliktische *P. deorum* (Rilogebirge) eine große Anzahl primitiver Merkmale. Da sie viel ursprünglicher als ihre Schwesterart *P. glutinosa* ist, dürfte sie den ältesten Typ der Sektion darstellen.

V. Zusammenfassung

1. Von etwa 110 Exemplaren der 22 Aurikel-Arten und einiger Hybriden wurden die Chromosomenzahlen genau, von ebensovielen annähernd bestimmt. Dreizehn Arten wurden erstmals untersucht, bei den restlichen neun Sippen die bisherigen Angaben ergänzt und berichtigt.

2. Im somatischen Bereich traten gelegentlich haploide Zellen auf. Bei *P. marginata* entstanden durch prämeiotische Störungen Pollenmutterzellen, deren stark hypoploide überzählige Kerne vollständige oder fast vollständige Syndese zeigten. Häufige Störungen betrafen die Meiose.

3. Für die Hälfte der Arten und für mehrere Populationen wurde interindividuelle Aneuploidie nachgewiesen. Bei den meisten Sippen war die niedrigste Chromosomenzahl die häufigste.

4. Bei elf Arten wurde keine Pflanze mit weniger als $2\,n = 66$, bei acht Sippen kein Exemplar mit weniger als $2\,n = 62$ Chromosomen gefunden. Zwei Arten erwiesen sich den anderen gegenüber als hexaploid bzw. tetraploid. Nur für *P. viscosa* ist möglicherweise die Zahl $2\,n = 64$ typisch.

5. Chromosomen, die über den obligatorischen Satz von $2\,n = 66$ bzw. $2\,n = 62$ vorlagen, wurden als „additiv" bezeichnet; sie waren oft durch reduzierte Syndesefrequenz und geringere Größe kenntlich.

6. Beobachtungen über das Syndeseverhalten führten zu der Vermutung, daß die Additiven innerhalb einer Population weitgehend homolog sind. Da die Multivalentfrequenz bei den Diploiden sehr gering ist, konnte nur in einzelnen Fällen auf Paarung Additiver mit obligatorischen Chromosomen geschlossen werden.

7. Differenzierungsvorgänge führen zu deutlich kleineren Additiven mit geänderter Homologie, zu Strukturen, die in ihren Eigenschaften typischen B-Chromosomen nahekommen.

8. Die Aurikeln haben ihre nächsten Verwandten in den asiatischen bzw. amerikanischen Sektionen *Nivales* und *Parryi*, deren Grundzahl $x = 11$ ist.

9. Die Sektion *Auricula* wird als hexaploid auf der Basis $x = 11$ betrachtet. Die Zahl $2n = 66$ gilt als ursprünglich, die Zahl $2n = 62$ als hypoploid, nicht allopolyploid.

10. Die somatische Zahl von 66 Chromosomen und bestimmte morphologische Merkmale treten, einer Einwanderung von Osten entsprechend, in erster Linie bei den östlich verbreiteten Aurikelsippen auf. Die Zahl der primitiven Merkmale nimmt in der Reihenfolge *Cyanopsis*, *Arthritica-Chamaecallis*, *Rhopsidium*, *Auricula*, *Erythrodrosum* ab. Die ersten drei Subsektionen sind durch die Zahl $x = 33$ ausgezeichnet. In der Subsektion *Auricula* tritt dieser Wert nur noch bei *P. palinuri* auf. Andere Arten der Subsektion *Auricula* und alle *Erythrodrosum*-Sippen haben $x = 31$ Chromosomen.

Literaturverzeichnis

Ansley, H.: A cytophotometric study of chromosome pairing. Chromosoma **8**, 380—395 (1957/58).

Barber, H. N., und H. G. Callan: The effects of cold and colchicine on mitosis in the newt. Proc. Roy. Soc. London Ser. B **131**, 258—271 (1943).

Berger, C. A., und E. R. Witkus: The cytology of *Xanthisma texanum* D. C. I. Differences in the chromosome number of root and shoot. Bull. Torrey Bot. Club **81**, 489—491 (1954).

Blackwood, M.: The inheritance of B-chromosomes in *Zea mays*. Heredity **10**, 353—366 (1956).

Böcher, T. W., K. Larsen und K. Rahn: Experimental and cytological studies on plant species. III. *Plantago coronopus* and allied species. Hereditas **41** 423—452 (1955).

Bosemark, N. O.: On accessory chromosomes in *Festuca pratensis*. V. Influence of accessory chromosomes on fertility and vegetative development. Hereditas **43**, 211—235 (1957).

Braun-Blanquet, J.: Über die Genesis der Alpenflora. Festband Hermann Christ. Verhandl. Naturf. Ges. in Basel **335**, 1. Teil (1923/24).

Britton, D. M., und J. W. Hull: Mitotic instability in *Rubus*. Journ. Heredity **48**, 11—20 (1957).

Brockmann-Jerosch, H. und M. Brockmann-Jerosch: Die Geschichte der schweizerischen Alpenflora. In: C. Schröter: Das Pflanzenleben der Alpen. Zürich (1926).

Bruun, H. G.: On chromosome fragmentation in *Primula*. Fifth Internat. Bot. Congr. Abstracts of Communications. Cambridge 149—150 (1930).

— Cytological studies in *Primula* with special reference to the relation between the karyology and taxonomy of the genus. Symbolae Botanicae Upsalienses **1** (1932).

Cave, M. S. und andere: Index to plant chromosome numbers; Supplement. California Botanical Society (1959).

— Index to plant chromosome numbers for 1956. California Bot. Soc. (1958).

— Index to plant chromosome numbers for 1959, Chapel Hill, North Carolina (1960).

Chiarugi, A.: *Vitaliana primulaeflora* Bertol. Studio cariologico, sistematica e fitogeographico. Nuovo Giorn. Bot. Ital. N. S. **37**, 319—368 (1930).

Chiarugi, A.: Sul numero dei cromosomi della *Primula palinuri* Petagna. Nuovo Giorn. Bot. Ital. N. S. **47**, 519—520 (1940/41).
— La *Primula palinuri* Petagna, il celebre endemismo della costa tirrenica della Lucania. Nuovo Giorn. Bot. Ital. N. S. **59**, 465—466 (1952).
— *Primula palinuri* Petagna. Posizione sistematica, e significato fitogeografico attraverso l'indagine cytogenetica. Webbia **11**, 861—888 (1956).
Cleland, R. E.: Extra diminutive chromosomes in *Oenothera*. Evolution **5**, 165—176 (1951).
Czeika, G.: Größenunterschiede der Chromosomen von *Kleinia spinulosa*. Chromosoma **11**, 21—24 (1960/61).
Darlington, C. D.: Meiosis in polyploids. II. Aneuploid hyacinths. Journ. Genetics **21**, 17—56 (1929).
— Chromosomen-Botanik (deutsche Übersetzung von F. Brabec). Stuttgart (1957).
Darlington, C. D., und K. Mather: Chromosome balance and interaction in *Hyacinthus*. Journ. Genetics **46**, 52—61 (1944).
Darlington, C. D., und A. P. Wylie: Chromosome atlas of flowering plants. London (1955).
Davis, P. H.: *Primula apennina*, *Primulaceae*. Curtis Bot. Magaz. N. S. **170**, Pt. 1 tab. 224 (1954).
Degen, A.: Bemerkungen über einige orientalische Pflanzenarten. 48. *Primula baumgarteniana* Degen et Moesz. Ungarische Bot. Blätter **7**, 92—102 (1908).
Degen, A. v.: Flora Velebitica Bd. II. Budapest S. 530—532 (1937).
Diels, L.: Genetische Elemente in der Flora der Alpen. Englers Bot. Jahrb. **44** Beiblatt 102, 7—46 (1910).
Dübi, H.: Appunti sulla flora insubrica. Bolletino della Societá Ticinese di Scienze Naturali **47/48**, 67—102 (1952/53).
Engler, A.: Grundzüge der Entwicklung der Flora Europas seit der Tertiärzeit. Wiss. Ergebn. Internat. Bot. Kongr. Wien 1905, 25—44 (1906).
Ehrendorfer, F.: Spontane Chromosomenaberrationen und andere Meosestörungen bei diploiden Sippen des *Achillea millefolium*-Komplexes. Chromosoma **10**, 365—406 (1959).
— Unterschiedliche Störungssyndrome der Meiose bei diploiden und polyploiden Sippen des *Achillea millefolium*-Komplexes und ihre Bedeutung für die Mikroevolution. Chromosoma **10**, 482—496 (1959).
— Akzessorische Chromosomen bei *Achillea*: Struktur, cytologisches Verhalten, zahlenmäßige Instabilität und Entstehung. Chromosoma **11**, 523—552 (1960/61).
Ernst, A.: Artkreuzung in der Gattung *Primula*. Zeitschr. f. indukt. Abst. Vererbl. **27**, 233—235 (1922).
— Weitere Untersuchungen zur Phänanalyse, zum Fertilitätsproblem und zur Genetik heterostyler Primeln. 2. *Primula hortensis* Wettstein. Archiv d. Julius-Klaus-Stiftung **11**, 1—280 (1936).
Ernst, A., und F. Moser: Entstehung, Erscheinungsform und Fortpflanzung des Artbastardes *Primula pubescens* Jacq. Archiv d. Julius-Klaus-Stiftung **1**, 273—453 (1925).
Fagerlind, D.: Embryologische, zytologische und bestäubungsexperimentelle Studien in der Familie *Rubiaceae* nebst Bemerkungen über einige Polyploiditätsprobleme. Acta Horti Bergiani **11**, 195—470 (1937).
Farrer, R.: *Primula* hybrids in nature. Journ. Roy. Horticult. Soc. **39**, 112—128 (1913).

Fogwill, M.: Differences in crossing-over and chromosome size in the sex cells of *Lilium* and *Fritillaria*. Chromosoma **9**, 493—504 (1957/58).

Fröst, S.: B and ring chromosomes in *Centaurea scabiosa*. Hereditas **34**, 255—256 (1948).

— The cytological behaviour of accessory chromosomes in *Centaurea scabiosa*. Hereditas **42**, 415—431 (1956).

Gajewski, W.: Interspecific barriers in the genus *Geum* L. 8e Congrès International de Bot. Paris 1954, Rapports e Communications Sect. 10, 193—195.

Gams, H.: Das Alter des alpinen Endemismus. Ber. Schweiz. Bot. Ges. **42**, 467—483 (1933).

— Der tertiäre Grundstock der Alpenflora. Jahrb. Ver. Schutz Alpenpfl. u. -tiere **5**, 7—37 (1933).

— Der Einfluß der Eiszeiten auf die Lebewelt der Alpen. Jahrb. Ver. Schutz Alpenpfl. u. -tiere **8**, 7—29 (1936).

Geitler, L.: Beobachtungen über die erste Kernteilung im Pollenkorn der Angiospermen. Planta **24**, 361—386 (1935).

— Kernwachstum und Kernbau bei zwei Blütenpflanzen. Chromosoma **1**, 474—485 (1939/40).

Gelin, O. E. V.: Embryologische und cytologische Studien in *Heliantheae-Coreopsidinae*. Acta Horti Bergiani **11**, 99—128 (1937).

Gerstel, D. U.: A pollen mother cell of Asiatic cotton with only ten pairs of chromosomes Cytologia **20**, 197—198 (1955).

Gläss, E.: Die Identifizierung der Chromosomen im Karyotyp der Rattenleber. Chromosoma **7**, 655—669 (1955/56).

Gottschalk, W.: Untersuchungen zum Problem der Herabregulierung der Chromosomenzahl in experimentell erzeugten polyploiden Pflanzen. Zeitschrift Vererbungslehre **89**, 52—79 (1958).

— Über Abregulierungsvorgänge bei künstlich hergestellten hochpolyploiden Pflanzen. Zeitschr. Vererbungslehre **89**, 204—215 (1958).

Gottschalk, W., und N. Heide: Über das Auftreten tripolarer Spindeln und mehrkerniger Pollenmutterzellen in abregulierenden polyploiden Pflanzen. Zeitschr. Vererbungslehre **91**, 27—44 (1960).

Hakansson, A.: Die Meiosis bei verschiedenen Mutanten von *Godetia whitneyi*. Lunds Univers. Arsskrift N. F. Avd. 2, **36** (1940).

— Überzählige Chromosomen in einer Rasse von *Godetia nutans* Hiorth. Botaniska Notiser 1945, 1—19 (1945).

— Supernumerary chromosomes in *Godetia viminea*. Hereditas **35**, 375—389 (1949).

Hakansson, A., und A. Levan: Endo-duplicational meiosis in *Allium odorum*. Hereditas **43**, 179—200 (1957).

Handel-Mazzetti, H.: Drei floristische Neufunde im Gebiet des Schellenbaches im Ammergebiet. Veröff. Museum Ferdinandeum in Innsbruck **30**, 57—60 (1952).

Hegwood, M. P., und L. F. Hough: A mosaic pattern of chromosome numbers in the white winter pearmain apple and six of its seedlings. Americ. Journ. Bot. **45**, 349—354 (1958).

Holden, J. W. H., und M. Mota: Non-synchronized meiosis in binucleate pollen mother cells of an *Avena* hybrid. Heredity **10**, 109—117 (1956).

Huskins, C. L.: Segregation and reduction in somatic tissues. I. Initial observations on *Allium cepa*. Journ. Heredity **39**, 331—326 (1948).

Huskins, C. L., und L. Chouinard: Somatic reduction: diploid and triploid roots and a diploid shoot from a tetraploid *Rhoeo*. Genetics **35**, 115 (1950) (Besprechung).

Kamra, O. P.: Occurence of binucleate and multinucleate pollen mother cells in *Hordeum*. Hereditas **46**, 536—542 (1960).

Kattermann, G.: Genetische Beobachtungen und zytologische Untersuchungen an der Nachkommenschaft einer Gattungskreuzung. Teil II. Zytologische Untersuchungen. Zeitschr. indukt. Abst. Vererbungslehre **60**, 395—466 (1932).

Karl, J.: Die Vegetation der Kreuzspitzgruppe in den Ammergauer Alpen. Diss. München (1950).

La Cour, L. E.: Nuclear differenciation in the pollen grain. Heredity **3**, 319—337 (1949).

Larsen, K.: Chromosome numbers of some European flowering plants. Bot. Tidskr. **50**, 163—174 (1953/54).

— Cytological and experimental studies in *Koeleria*. I. *Koeleria pubescens*. Hereditas **46**, 312—318 (1960).

Lewis, H.: The origin of supernumerary chromosomes in natural populations of *Clarkia elegans*. Evolution **5**, 142—157 (1951).

Linnert, G.: Untersuchungen über die Cytologie polyploider Pflanzen I. Chromosoma **3**, 328—356 (1950).

— Untersuchungen über die Cytologie polyploider Pflanzen II. Chromosoma **3**, 399—417 (1950).

— Untersuchungen an Arten und Artbastarden von *Aquilegia*. I. Struktur und Polymorphismus der Nukleolenchromosomen, Quadrivalente und B-Chromosomen. Chromosoma **12**, 449—459 (1961).

Löve, A., und D. Löve: Chromosome numbers of Central and Northwest European plant species. Opera Botanica **5** (1961).

Lüdi, W.: 104 Fam. *Primulaceae (= Anagallidaceae)*. Schlüsselblumengewächse. In: Hegi: Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Bd. **V/3**, 1715—1877 (1926).

Macleod, A. M.: The significance of the distribution of stomata on the leaves of the genus *Primula*. Transact. Proc. Bot. Soc. Edinburgh **33**, 12—20 (1943).

Marchal, E.: Recherches sur les variations numériques des chromosomes dans série végétale. Acad. Roy. Belgique Cl. Science. Memoires collection in 8° 2. Ser. T. 4, Fasc. 3, 1—108 (1920).

McClintock, B.: The association of non-homologous parts of chromosomes in the mid-prophase of meiosis in *Zea mays*. Zeitschr. Zellforschung **19**, 191—237 (1933).

Melchior, H.: Verbreitungsgeschichte der *Primula spectabilis* Tratt. Ber. Deutsch. Bot. Ges. **55**, 33—53 (1937).

Merxmüller, H.: Untersuchungen zur Sippengliederung und Arealbildung in den Alpen. Jahrb. Ver. z. Schutze d. Alpenpfl. u. -tiere **17**, 96—133 (1952); **18**, 135—158 (1953); **19**, 97—139 (1954).

— Cytotaxonomische Probleme der Alpenflora. Upsala Universit. Arsskr. 1958, Heft 6, 200—209 (1958).

Milinkovic, V.: Accessory chromosomes in the roots of *Poa alpina*. Herditas **43**, 583—588 (1957).

Mooring, J. S.: A cytogenetic study of *Clarkia unguiculata* II. Supernumerary chromosomes. Americ. Journ. Bot. **47**, 847—854 (1960).

Müntzing, A.: A new category of chromosomes. Proc. X. Internat. Congr. Genet. 1958 Montreal, Canada **1**, 453—467 (1959).

Müntzing, A., und A. Nygren: A new diploid variety of *Poa alpina* with two accessory chromosomes at meiosis. Hereditas **41**, 405—422 (1955).

Müntzing, A., und R. Prakken: Chromosomal aberrations in rye populations. Hereditas **27**, 273—308 (1941).

Nachtsheim, H.: Referat über einen Vortrag von A. Ernst. Naturwiss. **9**, 844—850 (1921).

Nyman, C. F.: Conspectus Florae Europaeae Bd. **3**, Örebro Sueciae (1881).

Pax, F.: Monographische Übersicht über die Arten der Gattung *Primula*. Englers Bot. Jahrb. **10**, 75—241 (1888).

Pax, F., und R. Knuth: *Primulaceae*. In A. Engler: Das Pflanzenreich **IV. 237** (1905).

Pfitzer, P.: Konstanz und Variabilität der Chromosomenzahl bei einigen Anthurien unter besonderer Berücksichtigung der B-Chromosomen. Chromosoma **8**, 545—572 (1957).

Pohlendt, G.: Variabilität der Chromosomenzahlen und andere Kernpathologien in *Aegilops triuncialis* × *Triticum aestivum*-Bastarden. Zeitschr. Vererbungslehre **89**, 170—188 (1958).

Reese, G.: Euploidie, Aneuploidie und B-Chromosomen bei *Caltha palustris* L. Planta **44**, 203—268 (1954).

Renner, O.: Die 15-chromosomigen Mutanten der *Oenothera lamarckiana* und ihrer Verwandten. Zeitschr. indukt. Abst. Vererbungsl. **83**, 1—25 (1949).

Rieger, R.: Inhomologenpaarung und Meioseablauf bei haploiden Formen von *Antirrhinum majus* L. Chromosoma **9**, 1—38 (1957/58).

Rutishauser, A.: Genetics of fragment chromosomes in *Trillium grandiflorum*. Heredity **10**, 195—204 (1956).

Sachs, L.: Chromosome mosaics in experimental amphiploids in the *Triticinae*. Heredity **6**, 157—170 (1952).

Sarvella, P.: Cytomixis and loss of chromosomes in meiotic and somatic cells of *Gossypium*. Cytologia **23**, 14—24 (1958).

Savulescu, T. und andere: Flora Republicii Populare Romîne. *Primulaceae* Bd. **VII**, 40—104 (1960).

Scharfetter, R.: Biographien von Pflanzensippen. Wien (1953).

Schneider, I.: Zytogenetische Untersuchungen an Sippen des Polyploid-Komplexes *Achillea millefolium* L. s. lat. Österr. Bot. Zeitschr. **105**, 111—158 (1958).

Skalinska, M., R. Czapik, M. Piotrowicz und andere: Further studies in chromosome numbers of Polish Angiosperms (Dicotyledons). Acta Soc. Bot. Poloniae **3**, 487—529 (1959).

Smith, W. W.: Some aspects of the bearing of cytology on taxonomy. Proc. Linn. Soc. London **145**, 151—181 (1933).

Smith, W. W., und H. F. Fletcher: The genus *Primula:* Section *Nivales*. Transact. Roy. Soc. Edinburgh **60**, 463—627 (1942).

— The genus *Primula:* Section *Amethystina*. Transact. Proc. Bot. Soc. Edinburgh **33**, 209—226 (1943).

— The genus *Primula:* Sections *Cuneifolia, Floribundae, Parryi*, and *Auricula*. Transact. Roy. Soc. Edinburgh **61**, 631—686 (1942/49).

Snoad, B.: Abortive meiosis in plasmodial pollen mother cells of *Helianthemum*. Annuals Bot. N. S. **18**, 1—6 (1954).

— Somatic instability of chromosome number in *Hymenocallis calathinum*. Heredity **9**, 129—134 (1955).

SPANOWSKY, W., und J. CASPER: Zur Chromosomenzahl von *Primula palinuri* PETAGNA. Ber. Deutsch. Bot. Ges. **72**, 180—182 (1959).

STEIN, E.: Die Doppelchromosomen im Blütenbezirk der durch Radiumbestrahlung erzeugten Mutante „*cancroidea*" von *Antirrhinum majus*. (Somatische Chromosomenreduktion). Zeitschr. indukt. Abst. Vererbungsl. **72**, 267—286 (1937).

STRAUB, J.: Die Wirkung von Temperaturstößen auf die Reduktionsteilung. Entwicklungsphysiologische Untersuchungen über die Meiosis von *Gasteria trigona*. Ber. Deutsch. Bot. Ges. **55**, (160)—(166) (1937).

— Cytogenetik. Fortschritte Bot. **14**, 437—480 (1953).

STRUB, W.: Untersuchungen zur Phänanalyse und Cytologie des Artbastardes *Primula* (*Auricula* L. × *viscosa* ALL.). Archiv Julius-Klaus-Stiftung **15**, 105—183 (1940).

SWANSON, C. P.: Cytology and cytogenetics. London (1958).

TISCHLER, G.: Die Chromosomenzahlen der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. s' Gravenhage (1950).

TOMASELLI, R.: Osservazioni sulla *Primula tirolensis* SCHOTT. Archivio Bot. Forli **31**, fasc. 3 162—177 (1955).

TRATTINNICK, L.: Ausgemahlte Tafeln aus dem Archiv der Gewächskunde. Wien (1814).

UPCOTT, M.: The nature of tetraploidy in *Primula kewensis*, Journ Genet. **39**, 79—100 (1940).

VAARMA, A.: Spindle abnormalities and variation in chromosome number in *Ribes nigrum*. Hereditas **35**, 136—162 (1949).

VASEK, F. C.: The relationship of *Clarkia exilis* to *Clarkia unguiculata*. Americ. Journ. Bot. **45**, 150—162 (1958).

VOKOLEK, H.: Über Riesenwuchs bei einigen Formen der Gattung *Primula*. Zeitschr. indukt. Abst. Vererbungsl. **40**, 42—82 (1926).

WANNER, H.: Zur Karyologie der Gattung *Primula* L. Sektion *Auricula* DUBY. Planta **33**, 635—652 (1943).

WIDMER, E.: Die europäischen Arten der Gattung *Primula*. München (1891).

WILSON, G. B. und K. C. CHENG: Segregation and reduction in somatic tissues. II. The separation of homologous chromosomes in *Trillium* species. Journ. Heredity **40**, 3—6 (1949).

WILSON, G. B., M. E. HAWTHORNE und TE MAY TSON: Spontaneous and induced variations in mitosis. Journ. Hered. **42**, 183—189 (1951).

WITSCH, H. v.: B-Chromosomen als konstante Bestandteile des Chromosomensatzes von *Alectorolophus*. Nachrichten Akad. Wiss. Göttingen, Math.-Physik. Klasse, Biolog.-physiolog. Abt. 21—29 (1950).

Anmerkung während des Druckes. Herr Dr. WIEDMANN hat mich dankenswerterweise auf die Beschreibung von *P. pedemontana* ssp. *iberica* LOSA et MONTSERRAT in den Anales del Instituto Botanico A. J. Cavanilles (Madrid) Tom. X, Vol. II, 1951, 482—484 (1952) aufmerksam gemacht. Das Auftreten einer mit *P. pedemontana* und *P. apennina* anscheinend nah verwandten Sippe in Cantabrien überrascht, steht aber zu den oben dargelegten Ergebnissen nicht in Widerspruch. Schon der vom Areal der *P. pedemontana* weit entfernt liegende Fundort der *P. apennina* zeigt, daß der Formenkreis der kurz- und dunkeldrüsigen Erythrodrosen ehemals eine starke Ausbreitungsfähigkeit hatte.

Printed in Austria

Lebenslauf

Am 9.2.1932 als Sohn des damaligen Studienassessors Armin Kreß und seiner Ehefrau Ludowika geb. Sprenzel in Straubing/Niederbayern geboren, besuchte ich von 1938-42 die Volksschule und anschließend bis zum Zusammenbruch die Oberschule meiner Heimatstadt. Nach Kriegsende trat ich an das wiedererrichtete Straubinger Gymnasium über und legte hier 1951 die Reifeprüfung ab. Im Herbst des gleichen Jahres begann ich an der Hochschule Regensburg Theologie zu studieren. Ab Wintersemester 1953 setzte ich meine Studien an der Universität München fort. Im Sommersemester 1955 bestand ich das Prosynodale mit gutem bis sehr gutem Erfolg. Damit gab ich das Theologiestudium auf und wandte mich der Fächerverbindung Botanik, Zoologie, Chemie, Geographie zu. Im Sommer 1957 übernahm ich bei Herrn Prof. Dr. H.Merxmüller eine Zulassungsarbeit. 1959 entschloß ich mich trotz meiner erhöhten Semesterzahl die Untersuchungen zu "Ende" zu führen. Die vorliegende Arbeit enthält den Hauptteil der Ergebnisse.